АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 57

11

НОЯБРЬ

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЛЕНИНГРАД 1972

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ • ТОМ 57 (1972) № 11

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

Е. Г. Бобров, *М. М. Голлербах*, *П. М. Жуковский*, *О. В. Заленский*, *Е. М. Лавренко* (главный редактор), *Д. В. Лебедев*, *Г. Г. Левин* (секретарь), *С. Ю. Липшиц*, *Б. Н. Норин* (зам. главного редактора), *В. М. Понятовская*, *Т. А. Работнов*, *В. И. Разумов*, *Л. Е. Родин*, *И. Д. Романов*, *А. К. Скворцов*, *В. Б. Сочава*, *А. Л. Тахтаджян*, *Б. А. Тихомиров*, *А. И. Толмачев*, *Ан. А. Федоров*, *Б. А. Юрцев*, *М. С. Яковлев* (зам. главного редактора).

EDITORIAL BOARD

E. G. Bobrov, *An. A. Fedorov*, *M. M. Hollerbach*, *E. M. Lavrenko* (Editor-in-Chief), *D. V. Lebedev*, *H. G. Levin* (Secretary), *S. J. Lipschitz*, *B. N. Norin* (Associate Editor), *V. M. Poniatovskaja*, *T. A. Rabotnov*, *V. I. Razumov*, *L. E. Rodin*, *I. D. Romanov*, *A. K. Skvortsov*, *V. B. Soczava*, *A. L. Takhtajan*, *B. A. Tikhomirov*, *A. I. Tolmatchev*, *M. S. Yakovlev* (Associate Editor), *B. A. Yurtsev*, *O. V. Zalensky*, *P. M. Zhukovsky*.

Адрес Редакции Ботанического журнала:
199164. Ленинград, Менделеевская лин., д. 1
Ленинградское отделение издательства «Наука»

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Р. Г. Гершинская* и *З. В. Гришина*.

Сдано в набор 11/VIII 1972 г. Подписано к печати 1/XI 1972 г. Формат бумаги $70 \times 108^1/_{16}$. Печ. л. $8^1/_2$+5 вкл. ($^7/_8$ печ. л.)=13.13 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 15.05. Тип. зак. 1295. М-14653. Тираж 2518.

1-я тип. издательства «Наука». 199034. Ленинград, 9 линия, д. 12

ТОМ 57 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1972, № 11

УДК 51 (018).0001.2 : 582.001.4 : 581.9

О. В. Ребристая и В. М. Шмидт

СРАВНЕНИЕ СИСТЕМАТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ФЛОР МЕТОДОМ РАНГОВОЙ КОРРЕЛЯЦИИ

С 3 рисунками

O. V. REBRISTAYA AND V. M. SHMIDT. THE COMPARISON OF SYSTEMATIC STRUCTURE OF FLORAS USING THE METHOD OF RANK CORRELATION

Предложена новая биометрическая методика сравнения систематической структуры флор. Для этого использован коэффициент ранговой корреляции Кендэла с последующим применением методов максимального корреляционного пути и корреляционных плеяд. Проанализирована систематическая структура 18 конкретных флор крайнего Северо-Востока европейской части СССР. Метод ранговой корреляции позволил получить обобщенный показатель степени сходства флор по их систематической структуре. Выяснилось, что в зависимости от уровня связи, на котором ведется анализ, систематическая структура флор отражает как общие (зональные), так и частные (провинциальные) черты, зависящие от истории формирования флор в данном районе земного шара.

Систематическая структура флор (состав и последовательность расположения ведущих по числу видов семейств) является одним из важнейших показателей в сравнительно-флористических исследованиях. Показано (Толмачев, 1970), что в пределах естественных флористических областей наблюдается некоторое постоянство систематической структуры флор даже весьма различных по своей площади территорий. Это постоянство выражается в сходном наборе ведущих семейств, в одинаковой последовательности расположения первых 3—5 семейств по числу видов, а также в примерно одинаковом проценте числа видов, охватываемых, например, десятком ведущих семейств во флоре данной области. С другой стороны, по этим показателям, и особенно в порядке расположения вторых 5—7 семейств ведущей десятки, нередко бывают существенные различия, зависящие от местных условий и исторических факторов формирования флор; эти различия могут быть предметом сравнительного анализа.

Систематическая структура флор обладает, по-видимому, двумя интересными особенностями. Во-первых, она с достаточной определенностью выявляется даже при относительно неполной инвентаризации крупных (региональных) флор и в этом смысле является весьма чувствительным и надежным показателем. Во-вторых, систематическая структура крупных флор в пределах одной и той же флористической области более единообразна, нежели структура мелких (например, конкретных в смысле Толмачева, 1931, 1932—1935, 1941) флор того же пространства. Последнее означает, что если флористические области характеризуются примерно одинаковой систематической структурой крупных флор (и это является их важной особенностью по сравнению с другими областями), то входящие в их состав локальные флоры могут значительно отличаться друг от друга по этому признаку.

До сих пор структура флор по составу ведущих семейств анализировалась глазомерно, отмечались места, занимаемые во флорах тем или иным семейством, указывались совпадения или различия в этом отношении. Но такое сравнение не ведет к оценке степени сходства систематических структур двух или нескольких флор в целом. Более того, оно чрезвычайно затруднено при сопоставлении многих флор. Поэтому представляется крайне желательным получить какой-либо обобщенный математический показатель степени сходства систематических структур сравниваемых флор.

Сам характер материала (места, занимаемые семействами по числу видов, т. е. их ранги) подсказывает наиболее рациональный биометрический прием для решения данной задачи. Мы имеем в виду корреляцию рангов. Существует несколько коэффициентов ранговой корреляции. Лучшим из них является коэффициент τ («тау») Кендэла (Kendall, 1938, 1948), рассчитываемый по следующей формуле:

$$\tau = \frac{2s}{n(n-1)},$$

где s — особым образом определяемая сумма рангов (см., например, Бернстейн, 1968; Ростова, Попова, 1971), n— число пар сравниваемых рангов (число семейств, по которым ведется сравнение).

При анализе систематических структур ряда флор имеется возможность, рассчитав коэффициенты ранговой корреляции, построить дендрит методом максимального корреляционного пути (Выханду, 1964), получить корреляционные плеяды по методу П. В. Терентьева (1960) или применить комбинированную методику (Вельдре, 1964), удачным образом объединяющую 2 предыдущих способа. Эти приемы помогут выделить флоры (или группы флор), сходные по своей систематической структуре.

Рассмотрим предлагаемую методику на конкретном примере. В 1958—1965 гг. О. В. Ребристая производила флористические исследования на востоке Большеземельской тундры и Пай-Хое, в результате которых были детально изучены 11 конкретных флор, расположенных в различных зональных условиях и относящихся к различным флористическим подразделениям. На основе литературных данных (Kjellmann, Lundström, 1883; Виноградова, 1962) и гербарных материалов дополнительно составлены списки растений окрестностей Хабарово и Пым-Ва-Шора. Привлечены также имеющиеся данные по флорам Маточкина Шара, бухты Варнека, Амдермы (Толмачев, 1932, 1936, 1937), Морею (Толмачев, Токаревских, 1968) и Сивой Маски (Катенин и др., 1970). Таким образом, авторы располагали данными по 18 конкретным флорам, краткая характеристика которых и зональное положение (Городков, 1935; Грибова и др., 1970) приводятся ниже (см. также рис. 3, *В*). Принятая здесь нумерация флор сохранена далее во всех таблицах и на всех рисунках.

Подзона арктических тундр

1. Маточкин Шар. Полярная станция Маточкин Шар расположена в юго-восточной части Северного острова Новой Земли. Флора района на 81% состоит из арктических и аркто-альпийских видов, доминирующих во всех растительных группировках, и представляет собой северный вариант арктической флоры.

Подзона типичных тундр

2. Бухта Варнека. Территория лежит в юго-западной части о. Вайгач. Во флоре преобладают арктические (44%) и аркто-альпийские (26%) виды, доминирующие почти во всех растительных группировках. Типично арктическая флора.

3. Хабарово. Поселок расположен в северо-западной части Югорского полуострова. Число видов (154), приводимое в табл. 1 для флоры этого района, следует считать несколько преуменьшенным ввиду отсутствия специальных флористических сборов. Во флоре преобладают арктические и аркто-альпийские виды (73%), доминирующие почти во всех расти-

тельных группировках. Гипоарктические виды малочисленны, а бореальные единичны.

4. Амдерма. Поселок Амдерма находится в северо-восточной части Югорского полуострова. Суровый климат, свойственный побережью Карского моря, обусловливает господство арктических и аркто-альпийских видов (71%) во флоре этого района. Гипоарктические виды (17%) играют незначительную, а бореальные ничтожную роль в растительном покрове.

5. Хуптпэ. Возвышенность Хуптпэ лежит в центральной части Пай-Хоя (высшая точка — 341 м над ур. м.). В растительном покрове господствуют арктические и аркто-альпийские виды, однако во флоре района они составляют лишь 59%. Гипоарктических и бореальных видов несколько больше, чем в предыдущих флорах, но ценотическая роль их невелика.

6. Усть-Кара. Поселок расположен в низовьях р. Кары на всхолмленной равнине, спускающейся к Байдарацкой губе. Арктические и аркто-альпийские виды (62%) играют во флоре района активную роль, но в некоторых группировках преобладают гипоарктические виды, а бореальные элементы представлены несколько шире, чем в предыдущих трех флорах.

Подзона кустарниковых тундр, северная (мелкоерниковая) полоса

7. Хальмер-Ю. Поселок лежит в верховьях одноименной реки, левого притока р. Кары. В основных сообществах доминируют гипоарктические виды, но велика роль и арктических элементов флоры. В целом незначительно преобладает бореальная фракция (гипоарктические и бореальные виды) — 53%. Гипоарктические виды составляют 24%, а бореальные— 29% флоры.

8. Верховья р. Кары. Этот район находится на левом берегу р. Кары в месте поворота ее от Полярного Урала. Ведущую роль в растительных группировках играют гипоарктические виды (24%). Бореальные виды составляют 27%, а аркто-альпийские — 31% всей флоры, но ценотическая роль последних ниже. Таким образом, и здесь наблюдается незначительное преобладание бореальной фракции (51%).

9. Гнетъю. Река Гнетъю, правый приток р. Кары, течет близ Полярного Урала южнее массива Оченырд. Бореальная фракция во флоре этого района (56%) несколько преобладает над аркто-альпийской (арктические и аркто-альпийские виды), которая составляет 44% флоры. Собственно арктических видов всего 16%.

10. Одиндомусюр. Возвышенность, поднимающаяся на 120 м над ур. м., расположена на правом берегу р. Коротаихи, в ее нижнем течении. Район находится на границе подзоны типичных и подзоны кустарниковых тундр в пределах последней. Преобладает бореальная фракция (70%). Наряду с гипоарктическими видами в ряде кустарниковых и луговых сообществ доминируют бореальные виды. Арктические и аркто-альпийские виды составляют всего 30% флоры.

11. Малый Сюрней. Эта возвышенность расположена также на правом берегу р. Коротаихи, но выше по ее течению. Во флоре доминируют бореальные виды (40%), однако в растительных сообществах господствуют обычно гипоарктические виды. Бореальная фракция (68%) значительно преобладает над аркто-альпийской.

12. Нямдою. Район занимает возвышенность Тыхоймусюр на правом берегу р. Коротаихи между нею и р. Нямдою. Во флоре преобладают бореальные (41%) и гипоарктические (27%) виды, причем последние доминируют в растительном покрове. Число аркто-альпийских видов по сравнению с предыдущими флорами несколько уменьшено.

13. Саваю. Район флоры расположен в устье р. Саваю, левого притока р. Коротаихи, в среднем течении последней. Как и для всех флор Коротаихской низины, характерно абсолютное преобладание бореальных (40%) и гипоарктических (30%) видов. Арктические и аркто-альпийские

виды почти не встречаются в плакорных условиях, но обычны на галечниках и около снежников.

14. Морею. «Лесной остров» Морею расположен в среднем течении одноименной реки западнее бассейна р. Коротаихи. Бореальная фракция составляет 69% видового состава флоры. В плакорных условиях доминируют гипоарктические виды; арктические и аркто-альпийские виды встречаются редко и в небольшом количестве.

Подзона кустарниковых тундр, южная (крупноерниковая) полоса

15. Воркута. Район флоры лежит близ Полярного Урала. Флора Воркуты — наиболее богатая изо всех изученных нами флор Большеземельской тундры. Бореальные и гипоарктические виды составляют 71% всей флоры, причем ценотическая роль первых значительно усилена. Арктические виды, за редкими исключениями, не доминируют в сообществах.

16. Пым-Ва-Шор. Этот район лежит в юго-восточной части Большеземельской тундры в среднем течении р. Адзьвы. Во флоре значительно преобладают бореальные виды (57%), гипоарктические виды составляют 22%, а арктические и аркто-альпийские — 21% всей флоры этого района.

Подзона лесотундры

17. Лёк-Воркута. Район устья р. Лёк-Воркута находится в северной части подзоны лесотундры. Видовой состав флоры (206 видов) выявлен недостаточно полно. Бореальные виды составляют более 50% всей флоры, арктические и аркто-альпийские — лишь 20%.

18. Сивая Маска. Район стационара Сивая Маска расположен в бассейне р. Усы в южной лесотундре. Во флоре полностью преобладают бореальные (64%) виды, сравнительно много и гипоарктических (23%). Зато арктические и аркто-альпийские виды, встречающиеся только близ снежников и на галечниках, составляют всего 13% видового состава флоры.

Количественная характеристика перечисленных выше 18 конкретных флор дана в табл. 1. Заменим теперь абсолютные числа видов по семействам в табл. 1 на места (ранги) [1] семейств, занимаемые ими по данному признаку, получив тем самым табл. 2 (поскольку в 18 флорах в ведущую десятку входят в разных вариантах 12 семейств, 11—12 места, указанные в табл. 2 в скобках, символизируют относительное положение данных двух семейств независимо от их истинного места в каждой флоре).

Глазомерный анализ данных табл. 1 и 2 позволяет выявить некоторые общие тенденции изменения количественных показателей изучаемых флор в географическом аспекте. За исключением двух случаев (Хальмер-Ю и Сивая Маска) первое место по числу видов во всех флорах принадлежит сем. *Gramineae*. Роль сем. *Compositae* и *Cyperaceae*, относительно низкая в арктических флорах, резко повышается, и южнее оба эти семейства неизменно входят в тройку ведущих. По мере продвижения с севера на юг характерно снижение роли сем. *Cruciferae*, *Caryophyllaceae* и, особенно, *Saxifragaceae*. Наоборот, роль сем. *Ranunculaceae*, *Scrophulariaceae* и *Leguminosae* в том же направлении несколько возрастает. С севера на юг существенно падает процент видов, заключающихся в десятке ведущих семейств.

---

[1] В случае совпадения рангов при равном числе видов в двух или нескольких семействах статистика рекомендует каждому такому семейству приписывать ранг, равный среднему арифметическому из рангов всей равной группы. В нашем случае мы можем, однако, внести в этот вопрос биологический оттенок: при определении мест семейств с одинаковым числом видов целесообразнее отдавать предпочтение тому из семейств, которое представлено бóльшим числом родов или представители которого играют бóльшую ценотическую роль в растительном покрове территории данной флоры.

ТАБЛИЦА 1

Число видов в ведущих семействах изученных конкретных флор (1—18)

Семейство	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
	Маточкин Шар	Варнек	Хабарово	Амдерма	Хуптэ	Усть-Кара	Хальмер-Ю	Верховья Кары	Гнетью	Одиндомусюр	Малый Сюрней	Нямдою	Саваю	Морею	Воркута	Пым-Ва-Шор	Лёк-Воркута	Сивая Маска
Gramineae	19	30	24	28	27	24	20	18	24	28	24	23	23	25	38	27	23	26
Cruciferae	18	19	14	11	15	12	12	8	8	5	7	6	5	5	10	12	7	3
Caryophyllaceae	12	14	14	16	17	17	13	17	16	10	12	14	11	11	23	12	15	7
Saxifragaceae	11	12	9	12	11	11	11	12	12	3	6	4	3	5	10	7	5	4
Cyperaceae	8	18	15	11	13	13	19	18	22	13	17	18	17	20	26	19	22	28
Ranunculaceae	8	12	8	11	11	11	14	10	9	10	15	14	12	13	15	15	11	10
Compositae	7	17	13	17	17	17	21	17	22	14	20	21	18	19	25	27	21	25
Salicaceae	4	9	9	6	11	10	9	11	10	10	11	12	12	13	10	8	7	13
Juncaceae	4	7	5	4	6	6	6	7	9	7	9	9	9	7	9	8	8	6
Rosaceae	3	7	5	6	10	10	10	11	15	6	9	9	8	8	16	15	9	11
Scrophulariaceae	3	7	4	5	5	7	7	10	10	7	6	7	7	8	11	7	8	7
Leguminosae	3	4	4	4	4	3	4	4	4	8	9	8	5	7	7	7	7	6
Процент видов, входящих в 10 ведущих семейств	81	73	76	75	72	71	66	65	66	63	64	66	65	63	64	61	63	62
Всего видов	116	198	154	164	193	186	205	201	226	180	208	210	188	208	283	244	206	224
» родов	59	95	79	84	96	94	102	103	118	103	113	113	108	119	136	144	113	119
» семейств	24	35	30	32	34	36	41	40	43	43	42	42	41	44	46	47	42	46

ТАБЛИЦА 2

Места ведущих семейств по числу видов в изученных конкретных флорах (1—18)

Семейство	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
	Маточкин Шар	Варнек	Хабарово	Амдерма	Хуптпэ	Усть-Кара	Хальмер-Ю	Верховья Кары	Гнетью	Одиндомусюр	Малый Сюрней	Нямдою	Саваю	Морею	Воркута	Пым-Ва-Шор	Лёк-Воркута	Сивая Маска
Gramineae . .	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2
Cruciferae	2	2	4	6	4	5	6	10	(11)	(11)	10	(11)	(11)	(11)	9	7	10	(11)
Caryophyllaceae . .	3	5	3	3	3	3	5	4	4	4	5	4	6	6	4	6	4	7
Saxifragaceae . .	4	6	6	4	6	6	7	5	6	(12)	(12)	(12)	(12)	(12)	10	(12)	(12)	(12)
Cyperaceae . .	5	3	2	5	5	4	3	3	3	3	3	3	3	2	2	3	2	1
Ranunculaceae .	6	7	8	7	8	7	4	8	9	5	4	5	5	5	6	4	5	6
Compositae .	7	4	5	2	2	2	1	2	2	2	2	2	2	3	3	2	3	3
Salicaceae . .	8	8	7	8	7	8	9	6	7	6	6	6	4	4	8	8	9	4
Juncaceae .	9	(11)	10	(11)	10	(11)	(11)	(11)	10	9	9	8	7	10	(11)	9	8	9
Rosaceae . . .	10	9	9	9	9	9	8	7	5	10	7	7	8	7	5	5	6	5
Scrophulariaceae .	(11)	10	(11)	10	(11)	10	10	9	8	8	(11)	10	9	8	7	10	7	8
Leguminosae .	(12)	(12)	(12)	(12)	(12)	(12)	(12)	(12)	(12)	7	8	9	10	9	(12)	(11)	(11)	10

Однако дальнейшее глазомерное сравнение систематических структур рассматриваемых флор сильнейшим образом затруднено обилием цифрового материала при заметном разнобое в положении ряда семейств. Поэтому следующий этап нашей работы состоял в расчете всех возможных (153) коэффициентов ранговой корреляции τ по ранее приведенной формуле, которые и сведены в табл. 3.

Достоверность этого коэффициента при сравнении более чем 10 пар рангов ($n > 10$) определяется (Бернстейн, 1968) посредством расчета статистики z:

$$z = \frac{\tau}{\sqrt{\frac{2(2n+5)}{9n(n-1)}}}$$

(при $n \leqslant 10$ действительна другая оценка, табличные значения которой даны в том же справочнике Бернстейна).

Поскольку при 5%-м уровне существенности $z=1.96$, а величина n постоянна для корреляционной матрицы (у нас $n=12$, так как сравнение ведется по 12 семействам), то расчет критического значения τ следует выполнить только 1 раз:

$$\tau_{\text{кр}} = 1.96\sqrt{\frac{2(2 \cdot 12 + 5)}{9 \cdot 12 \cdot 11}} = \\ = 0.44.$$

Это означает, что все значения $\tau \geqslant 0.44$ в табл. 3 достоверны с вероятностью $P \geqslant 0.95$.

Выберем теперь из корреляционной матрицы (табл. 3) все значения $\tau \geqslant 0.44$ и построим корреляционное кольцо (рис. 1, *а*). Как видно, на уровне минимальной достоверной связи все 18 конкретных флор составляют единую

ТАБЛИЦА 3

Коэффициенты ранговой корреляции Кендэла (τ), характеризующие степень сходства систематической структуры 18 конкретных флор (ноль целых везде опущен)

Флоры	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
1	—	78	76	69	73	69	52	45	35	21	27	30	27	21	36	36	27	15
2	78	—	85	78	82	85	73	66	54	36	42	45	36	42	58	48	48	36
3	76	85	—	76	85	82	69	69	58	33	45	48	45	45	54	54	45	39
4	69	78	76	—	85	94	76	76	64	39	45	48	39	39	54	54	45	27
5	73	82	85	85	—	91	73	73	61	36	48	52	48	42	52	58	42	36
6	69	85	82	94	91	—	82	76	64	45	52	54	45	39	61	61	52	39
7	52	73	69	76	73	82	—	69	64	45	58	54	52	52	66	73	58	45
8	45	66	69	76	73	76	69	—	88	52	52	61	58	58	73	54	58	58
9	35	54	58	64	61	64	64	88	—	52	52	61	58	58	73	54	64	58
10	21	36	33	39	36	45	45	52	52	—	82	85	76	76	61	61	69	64
11	27	42	45	45	48	52	58	52	52	82	—	91	82	82	61	78	69	69
12	30	45	48	48	52	54	54	61	61	85	91	—	85	78	69	76	78	73
13	27	36	45	39	48	45	52	58	58	76	82	85	—	88	61	82	69	82
14	21	42	45	39	42	39	52	58	58	76	82	78	88	—	66	66	76	88
15	36	58	54	54	52	61	66	73	73	61	61	69	61	66	—	69	85	66
16	36	48	54	54	58	61	73	54	54	61	78	76	82	66	69	—	73	66
17	27	48	45	45	42	52	58	58	64	69	69	78	69	76	85	73	—	69
18	15	36	39	27	36	39	45	58	58	64	69	73	82	88	66	66	69	

ТАБЛИЦА 4

Ход «отщепления» отдельных флор и корреляционных плеяд по мере повышения уровня связи в максимальном корреляционном пути

Флора	Уровень связи	Ход «отщепления»
8—15	0.74	ОПл ↗СПл 1—2—3—4—5—6—7—8—9 ↘ЮПл 10—11—12—13—14—15—16—17—18
4—8	0.77	СПл → Пл 8—9
1—2	0.79	СПл → 1
12—17		ЮПл → Пл 15—17
6—7	0.83	СПл → 7
13—16		ЮПл → 16
2—6	0.86	СПл ↗2
3—5		↘3
15—17		Пл 15—17 ↗↘
10—12		ЮПл → 10
12—13		ЮПл ↗Пл 11—12 ↘Пл 13—14—18
8—9	0.89	Пл 8—9 ↗↘
13—14 14—18		Пл 13—14—18 ↗↘
5—6	0.92	Пл 4—5—6 → 5
11—12		Пл 11—12 ↗↘
4—6	0.95	Пл 4—6 ↗↘

Примечание. ОПл — общая плеяда, СПл — «северная» плеяда, ЮПл — «южная» плеяда, Пл — плеяда; стрелки символизируют вычленение флор или плеяд, а также полный распад последних на данном уровне корреляции.

корреляционную плеяду, хотя между крайними северной (1) и южной (18) флорами уже намечается существенное различие (разрыв) в их систематической структуре.

На следующем этапе методом максимального корреляционного пути (Выханду, 1964) был получен дендрит (рис. 2), представляющий собою остов упомянутой выше корреляционной плеяды на уровне связи $\tau = 0.73$.

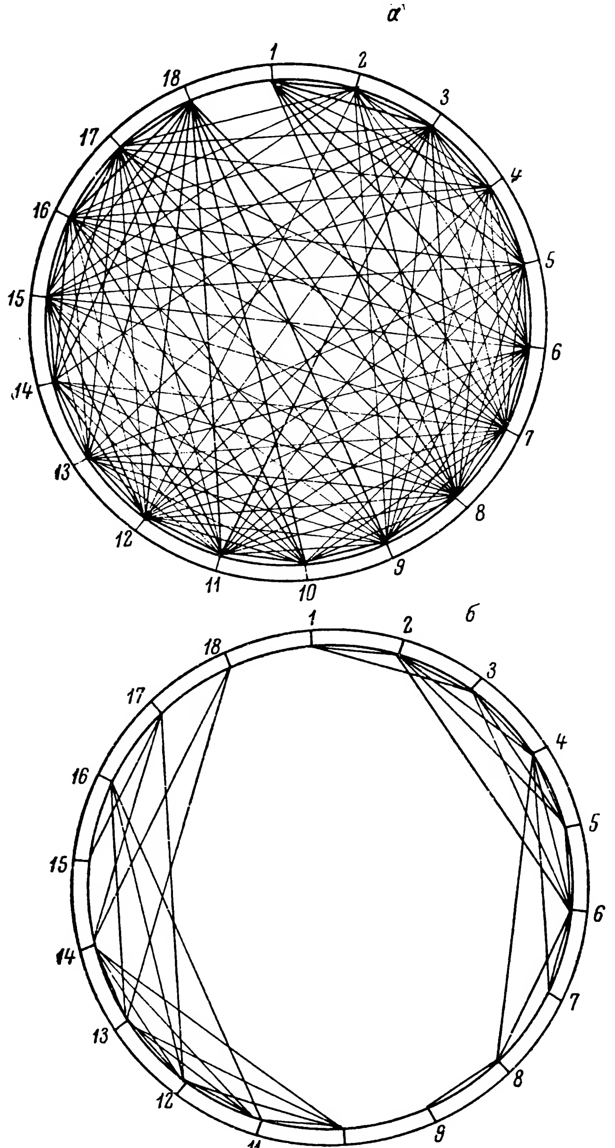


Рис. 1. Корреляционные кольца, показывающие степень сходства систематических структур 18 конкретных флор (нумерация в тексте) на уровнях связи.

а — $\tau \geqslant 0.44$ и *б* — $\tau \geqslant 0.74$.

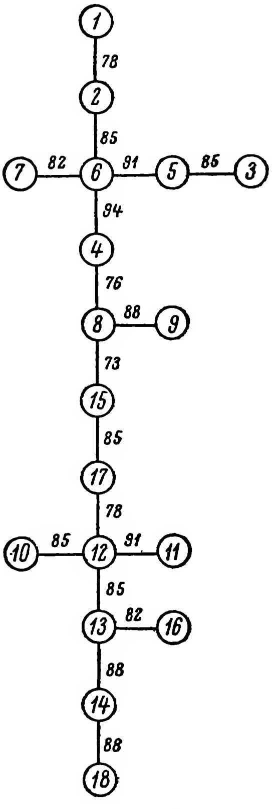


Рис. 2. Максимальный корреляционный путь (*цифры в кружках* — номера флор, *цифры у линий* — значения коэффициента ранговой корреляции Кендэла).

Далее была использована методика С. Р. Вельдре (1964), удачно объединяющая метод максимального корреляционного пути с методом корреляционных плеяд Терентьева (1960). Эта методика заключается в последовательном повышении уровня связи в дендрите, благодаря чему естественно и плавно от него «отщепляются» отдельные признаки (в нашем случае — флоры) или остовы плеяд следующего порядка, которые затем легко можно надстроить за счет обозначения недостающих связей при заданном уровне корреляции. Ход «отщепления» отдельных флор и остовов плеяд по мере повышения уровня корреляции полностью прослежен в табл. 4.

Надо заметить, что в нашем случае при повышении уровня связи до $\tau = 0.74$ дендрит (рис. 2; табл. 4) тотчас же распадается на 2 части за счет разрыва связи между флорами 8 и 15 (Верховья р. Кары — Воркута) и образует остовы «северной» и «южной» плеяд, в которые соответственно входят флоры 1—9 и 10—18. Еще более отчетливо этот распад на 2 плеяды виден на соответствующем корреляционном кольце (рис. 1, *б*).

Выделенные указанным путем корреляционные плеяды были затем нанесены на карты (рис. 3). Обсудим полученные результаты.

На уровне минимальной достоверной корреляционной связи ($\tau = 0.44$) все изученные конкретные флоры обнаруживают сходство систематической структуры, что вполне объяснимо их принадлежностью к Арктической и крайнему северу Бореальной флористических областей.

На уровне связи $\tau = 0.74$ изученные флоры по признаку систематической структуры распадаются на 2 («северную» и «южную») корреляционные плеяды, что соответствует разделению флор по принадлежности их к арктическому и гипоарктическому типам.[1] На этом уровне в систематической структуре флор четко выражены общие зональные их черты в пределах каждой группы.

При повышении уровня связи до $\tau = 0.79$ происходит дальнейшее разрушение плеяд: из группы арктических флор прежде всего вычленяется наиболее северная флора Маточкина Шара. Флоры, расположенные в бассейне р. Коротаихи и западнее нее, сохраняют устойчивое сходство систематических структур, противостоя флорам, тяготеющим к Уральскому хребту и его продолжению — Пай-Хою.

Такое разделение указывает уже на провинциальные особенности флор. Действительно, флоры 10—14, 16, 18 относятся к Канино-Печорской подпровинции, а флоры 2—9, 15, 17 — к Югорской подпровинции Восточноевропейско-Западносибирской провинции (Ребристая 1971).

В структуре флор провинциальные особенности проявляются на этом этапе более четко, нежели их зональные черты. Это подтверждается резким разрывом связи между флорами Хальмер-Ю (7) и верховьев Кары (8), с одной стороны, и флорами Коротаихской низины (10—13), с другой, при их одинаковом зональном положении. Такой же разрыв виден между лесотундровыми (бореальными по совокупности признаков) флорами Лёк-Воркуты(17) и Сивой Маски (18).

На уровне связи $\tau \geqslant 0.83$ четко обособляются по своей систематической структуре арктические флоры Пай-Хоя и Вайгача, относимые нами к Югорскому флористическому округу.

Флоры Коротаихской низины сохраняют связь с лежащей западнее флорой Морею. Все они относятся к Большеземельскому флористическому округу.

Интересно отметить, что между тундровой флорой Воркуты (15) и лесотундровой флорой Лёк-Воркуты (17) сохраняется тесная связь. Это без сомнения указывает на общность развития этих флор, на недавнее лесное прошлое Воркуты, признаки которого сохранились в бореальном характере строения флоры.

При дальнейшем повышении уровня связи до $\tau \geqslant 0.86$ сохраняется близость структуры внутри группы арктических флор — Хуптпэ (5), Усть-Кары (6) и Амдермы (4); гипоарктических — Гнетъю (9) и верховьев Кары (8), а также флор Малого Сюрнея (11)и Нямдою (12), бассейна р. Коротаихи. Входящие в состав каждой из этих групп флоры являются территориально близкими и относятся к одним и тем же низшим флористическим выделам.

Значительный интерес представляет факт большого сходства систематической структуры флоры Морею (14), гипоарктической по совокупности всех признаков, несмотря на участие ели с ее спутниками, с флорой Сивой

---

[1] Флоры Хальмер-Ю (7), верховьев Кары (8) и Гнетъю (9), входящие в «северную» плеяду, по совокупности других признаков относятся к флорам гипоарктического типа (Ребристая, 1970).

Маски (18), являющейся флорой бореального типа. К тому же обе флоры достаточно удалены друг от друга территориально. Близость систематической структуры этих двух флор, с одной стороны, указывает на общность

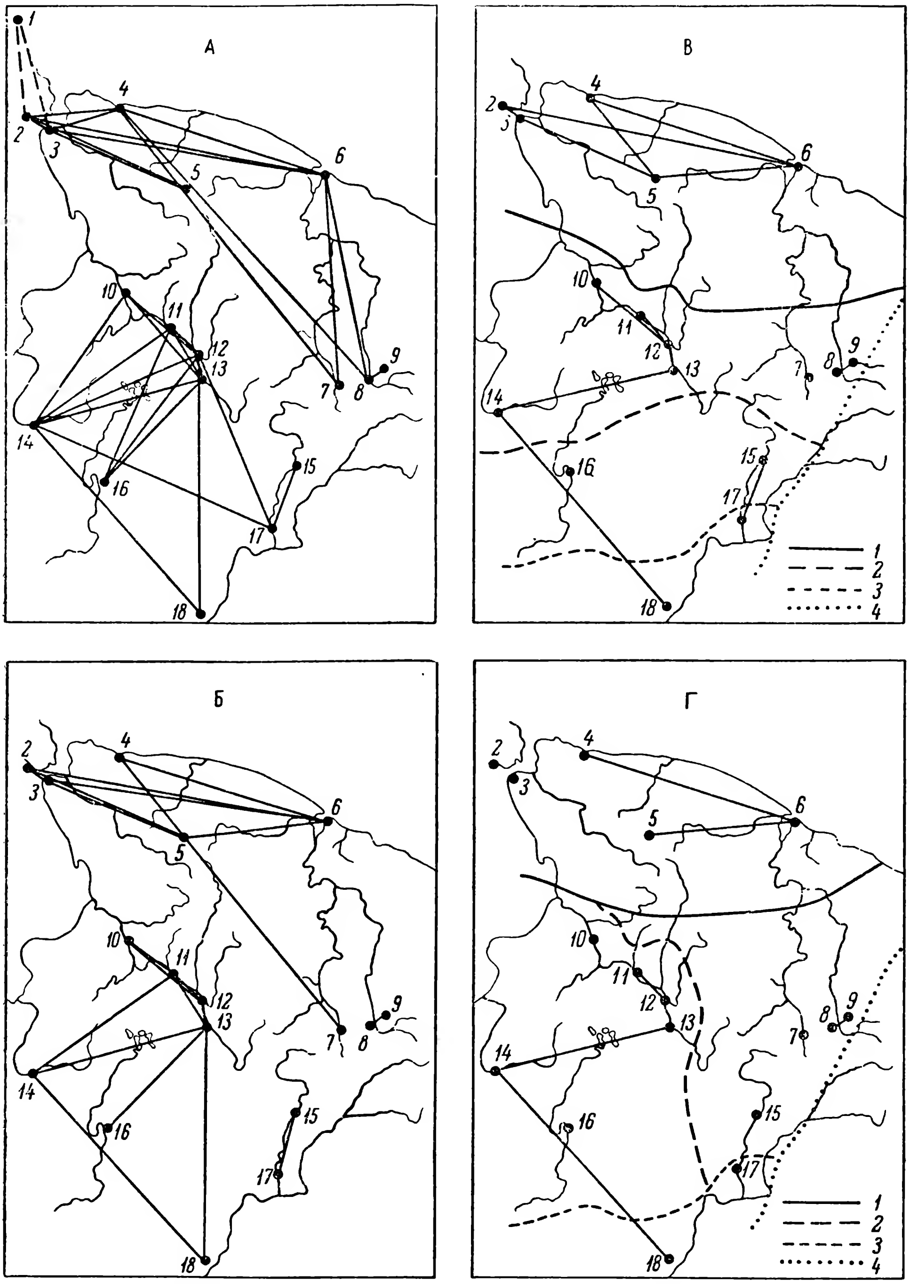


Рис. 3. Корреляционные плеяды, перенесенные на карту Большеземельской тундры и Пай-Хоя.

А — на уровне связи $\tau \geqslant 0.74$; *Б* — на уровне связи $\tau \geqslant 0.79$; *В* — на уровне связи $\tau \geqslant 0.83$ (*1* — южная граница подзоны типичных тундр, *2* — южная граница северной полосы подзоны кустарниковых тундр, *3* — южная граница южной полосы подзоны кустарниковых тундр, *4* — граница Урала); *Г* — на уровне связи $\tau \geqslant 0.86$ (*1* — граница между Югорским и Предуральским флористическими округами, *2* — граница между Канино-Печорской и Югорской подпровинциями, *3* — граница Арктической флористической области, *4* — граница Урала).

их исторического формирования, а с другой, — на известную консервативность систематической структуры как признака флор, изменяющегося во времени медленнее других признаков, обычно используемых в сравнительной флористике.

Проделанная работа позволяет, как нам кажется, сделать следующие основные выводы.

1. Метод ранговой корреляции может быть с успехом применен при сравнении систематической структуры как региональных, так и конкретных флор. Будучи обобщенным математическим показателем, коэффициент ранговой корреляции позволяет объективно устанавливать степень сходства или различия флор по данному признаку.

2. Систематическая структура, являясь одним из важнейших признаков строения флор, отображает как общие (например, зональные), так и частные (например, провинциальные) черты, зависящие от истории формирования флор в данном районе земной поверхности. При этом на относительно низких уровнях связи более четко проявляются зональные, а на более высоких уровнях — провинциальные особенности флор.

3. Систематической структуре флор свойствен определенный консерватизм в том смысле, что в ходе их развития другие признаки изменяются заметно быстрее. Именно поэтому систематическая структура с достаточной полнотой выявляется даже при сравнительно неполной инвентаризации крупных флор. Не менее важно и то, что по этой же причине особенности систематической структуры могут свидетельствовать об историческом прошлом той или иной флоры.

ЛИТЕРАТУРА

Бернстейн А. (1968). Справочник статистических решений. — Вельдре С. Р. (1964). О корреляционной структуре внешних морфологических признаков ушастой круглоголовки *Phrynocephalus mystaceus* (Pallas, 1776). В сб.: Применение математических методов в биологии, 3. — Виноградова В. М. (1962). Флора района теплых источников Пым-Ва-Шор в Большеземельской тундре. Вестн. ЛГУ, 9, сер. биол., 2. — Выханду Л. К. (1964). Об исследовании многопризнаковых биологических систем. В сб.: Применение математических методов в биологии, 3. — Городков Б. Н. (1935). Растительность тундровой зоны СССР. — Грибова С. А., Т. И. Исаченко, А. С. Карпенко, Е. М. Лавренко, В. В. Липатова и Т. К. Юрковская. (1970). Легенда к «Карте растительности европейской части СССР м. 1 : 2 500 000 в пределах Восточно-Европейской равнины». Бот. ж., 55, 11. — Катенин А. Е., В. В. Петровский, О. В. Ребристая. (1970). Флора лесотундрового стационара. Сосудистые растения. В сб.: Экология и биология растений восточноевропейской лесотундры. — Ребристая О. В. (1970). К характеристике флор восточной части Большеземельской тундры. В сб.: Биологические основы использования природы Севера. — Ребристая О. В. (1971). Флора востока Большеземельской тундры. Автореф. канд. диссерт. — Ростова Н. С., Н. Н. Попова. (1971). Применение непараметрических методов анализа корреляции в ботанических исследованиях. В сб.: Количественные методы анализа растительности, 2. — Терентьев П. В. (1960). Дальнейшее развитие метода корреляционных плеяд. В сб.: Применение математических методов в биологии, 1. — Толмачев А. И. (1931). К методике сравнительно-флористических исследований. Понятие о флоре в сравнительной флористике. Ж. русск. бот. общ., 16, 1. — Толмачев А. И. (1932). Материалы для флоры района полярной геофизической обсерватории Маточкин Шар и сопредельных частей Новой Земли. Тр. Бот. музея АН СССР, 24 и 25. — Толмачев А. И. (1932—1935). Флора центральной части Восточного Таймыра. Тр. Полярн. комисс., выпуски 8, 13 и 25. — Толмачев А. И. (1936). Новые данные о флоре острова Вайгач. Бот. ж., 21, 1. — Толмачев А. И. (1937). К флоре юго-западного побережья Карского моря. Бот. ж., 22, 2. — Толмачев А. И. (1941). О количественной характеристике флор и флористических областей. Тр. северн. базы АН СССР, 8. — Толмачев А. И. (1970). О некоторых количественных соотношениях во флорах земного шара. Вестн. ЛГУ, 15, сер. биол., 3. — Толмачев А. И., С. А. Токаревских. (1968). Исследование района «лесного острова» у р. Морею в Большеземельской тундре. Бот. ж., 53, 4. — Kendall M. G. (1938). A new measure of rank correlation. Biometrika, 30. — Kendall M. G. (1948). Rank Correlation Methods. — Kjellmann F., A. Lundström. (1883). Phanerogamen von Nowaja Semlia, Waigatsch und Chabarowo. In: Norddenskjöld A. E. Die wissenschaftlichen Ergebnisse der Vega-Expedition, 1.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР
и
Ленинградский университет.

(Получено 26 XI 1971).

SUMMARY

A new biometrical method for comparison of systematical structure of floras is c
red. For this purposes the coefficient of rank correlation is used with the following ap
cation of the method of maximal correlating way, correlating groups, or combinat
of last two methods.

The systematical structure of 18 concrete floras of east Bolshezemelskaja tundra
Pai-Khoi have been studied.

The rank correlation method allows to obtain generalizating index of degree of
sembleness of floras on the basis of their systematical structure. It is especially import
in simultaneous comparison of many floras. It has been found that systematical st
ture of floras reflects both general (zonal) and particular (provincial) features, condi
ned by the history of flora in the region of the world considered. This depends on the le
of correlation on which the analysis is made.

ТОМ 57 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1972, № 11

УДК 576.1 : 582.982

Т. Б. Фурса

К ЭВОЛЮЦИИ РОДА *CITRULLUS* SCHRAD.

С 1 рисунком

T. B. FURSA. ON THE EVOLUTION OF THE GENUS *CITRULLUS* SCHRAD.

В статье делается попытка установить филогенетические связи *Citrullus* с другими представителями *Cucurbitaceae* и наметить основные пути эволюции этого рода. Данные по морфологии пыльцы, эмбриологии, анатомии плода и семян позволяют сближать *Citrullus* с родами *Acanthosicyos*, *Eureiandra*, *Benincasa*. Строение пыльцы дает также основание предполагать, что *Citrullus* филогенетически связан с таким примитивным родом, как *Thladiantha*.

Эволюция *Citrullus* происходила в основном на территории Африки. До настоящего времени сохранился наиболее примитивный вид этого рода — *C. naudinianus*. Самый полиморфный вид — *C. lanatus* — оказался исходным для *C. ecirrhosus* и *C. colocynthis*, а также для культурных форм арбуза.

Род *Citrullus* малочисленный, но благодаря тому что один из его видов был введен в культуру и широко распространился, он вызывает неизменный интерес исследователей.

Вопросы систематики *Citrullus* освещены достаточно полно, однако в представлениях об эволюции этого рода еще много неясного и спорного. В данной работе автор делает попытку, основываясь на последних достижениях ботаники, установить филогенетические связи *Citrullus* с другими представителями *Cucurbitaceae* и наметить основные пути эволюции видов этого рода.

Сем. *Cucurbitaceae*, насчитывающее более 100 родов, относится к числу подвинутых в эволюционном отношении. Об этом свидетельствуют характерные для него признаки: спайнолепестность, нижняя завязь, паракарпный гинецей, анатропные семяпочки, париетальная плацентация, биколлатеральные пучки, преобладание травянистых форм. Однако прежде чем тыквенные растения приняли современный облик, они прошли долгий эволюционный путь.

О древности *Cucurbitaceae* свидетельствует то, что представители семейства встречаются как в Новом, так и в Старом свете, причем роды, характерные для Америки, неизвестны в Африке и в Азии. Общих родов насчитываются единицы, среди них африканское растение лагенария, видимо, в очень далекие времена попавшее в Америку. В Перу при раскопках были найдены семена лагенарии, возраст которых определен в 5000 лет.

Интересное доказательство древности сем. *Cucurbitaceae* приводит В. В. Попов (1956), исследовавший взаимоотношения насекомых-опылителей из рода Ctenoplectra с цветковыми растениями. Род этот является очень древним, он известен с нижнего палеогена. Было выяснено, что виды Ctenoplectra опыляют преимущественно тыквенные растения. Один из видов приурочен к *Thladiantha dubia*, произрастающей на юге Приморского края СССР. Автор считает, что это растение и его опылитель являются здесь несомненно третичными реликтами.

Прямым доказательством широкого распространения тыквенных в третичный период и достаточно глубокой дифференциации семейства к тому времени являются находки семян *Trichosanthes* в верхнеплиоценовых флорах Нижнего Дона (Дорофеев, 1957). Сейчас этот род, насчитывающий свыше 40 видов, известен только в Юго-Восточной Азии и Австралии.

Современный ареал *Cucurbitaceae* охватывает тропические и субтропические области земного шара. Представители этого семейства распространены преимущественно в тропической Африке (34 рода), Южной Африке (15 родов), Бразилии (29 родов), Индокитае (19 родов). В Австралии зарегистрировано всего 9 родов, в Северной Америке — 5. Наиболее примитивные формы *Cucurbitaceae* встречаются в Юго-Восточной Азии и в Гималаях, что согласуется с выводами А. Л. Тахтаджяна о концентрации примитивных форм цветковых растений в этом районе земного шара.

Для выяснения филогенетических связей внутри обширного сем. *Cucurbitaceae* большой интерес представляет один из древних родов — *Thladiantha*, насчитывающий свыше 25 видов. Большинство форм *Thladiantha* сосредоточено в Китае и соседних с ним странах, но один вид, *T. africana*, зарегистрирован в Нигерии и Танзании. Вместе с близкими видами Джеффри (Jeffrey, 1962) выделил его в самостоятельный подрод *Microlagenaria*. По строению пыльцы и другим признакам род *Thladiantha* занимает промежуточное положение между двумя подсемействами — *Cucurbitoideae* и *Zanonioideae* (Алешина, 1966) и потому особенно интересен для изучения путей эволюции в сем. *Cucurbitaceae*.

В современной систематике наряду с морфологическими признаками большое таксономическое значение придается строению пыльцы. Использование палинологических данных позволило монографу *Cucurbitaceae* Джеффри (1962, 1964) внести в классификацию тыквенных существенные изменения, точнее отражающие филогенетические связи между различными группами семейства.

Для выяснения филогенетических связей *Citrullus* с другими *Cucurbitaceae* мы обратились прежде всего к исследованиям А. А. Алешиной по морфологии пыльцы тыквенных (1964, 1966, 1971), дополнив их данными по эмбриологии (Гуляев, 1962, 1963), анатомии плода (Матиенко, 1963, 1967) и семян (Сойфер, 1964), по строению нектарников цветка (Немирович-Данченко, 1965) различных представителей *Cucurbitaceae*.

Сопоставление результатов, полученных разными исследователями, дало возможность сделать некоторые выводы относительно характера эволюции и связей *Citrullus* с другими родами семейства.

Род *Citrullus* происходит из Африки и относится к подтрибе *Benincasinae* C. Jeffr. трибы *Benincaseae* Ser. Эту трибу можно считать достаточно древней, так как она объединяет роды, встречающиеся в Новом и Старом свете. Большинство родов подтрибы *Benincasinae* сосредоточено в Африке и на Мадагаскаре, некоторые встречаются в Азии. Среди представителей этой подтрибы можно выделить роды, обнаруживающие большее или меньшее сходство с *Citrullus*. По строению пыльцы наиболее близки к *Citrullus* роды *Acanthosicyos* и *Eureiandra* из Западной Африки (Алешина, 1971). Сходство в строении пыльцы послужило Джеффри основанием отнести один из видов *Citrullus* — *C. naudinianus* — к роду *Acanthosicyos* (Jeffrey, 1962). Палинологические данные позволяют сближать *Citrullus* и с монотипным родом *Benincasa*, распространенным на Мадагаскаре и в Восточной Азии. Алешина (1971) отмечает, что *Citrullus* является как бы связующим звеном между подгруппами *Bryonia* и *Benincasa* палингруппы *Bryonia*. Сходство родов *Benincasa* и *Citrullus* отмечено также по типу нектарников (Немирович-Данченко, 1965), по гистологическому строению плода (Матиенко, 1963, 1967), по анатомии кожуры семян (Сойфер, 1964). У того и другого рода встречаются семена с рубчиком и без рубчика, причем семена бенинказы, не имеющие рубчика, обнаруживают большое морфологическое сходство с семенами *C. naudinianus* — наиболее примитивного вида *Citrullus*. Анатомическое строение кожуры семян без рубчика отличается более слабой дифференциацией слоев, что свидетельствует о большей древности таких семян. Сравнение анатомии и морфологии семян *Benincasa* и *Citrullus* заставляет предполагать какую-то общность в направлении эволюции этих родов.

По анатомии плода и семян, а также в какой-то мере по строению пыльцы *Citrullus* обнаруживает сходство и с родом *Lagenaria*, имеющим африканское происхождение, но широко расселившимся в далекие времена по всему земному шару. Таким образом, сходство родов *Citrullus*, *Acanthosicyos*, *Eureiandra*, *Benincasa* и *Lagenaria* по ряду важных таксономических признаков дает основание говорить об их филогенетической близости и предполагать происхождение этих родов от одного общего корня.

Нельзя оставить без внимания входящий в ту же подтрибу род *Praecitrullus*, поскольку само название говорит о его родстве с *Citrullus*. Мысль о том, что этот индийский эндем является предком *Citrullus* высказал К. И. Пангало (1944). Однако дальнейшие исследования (Гуляев, 1962, 1963; Shimotsuma, 1963; Алешина, 1971) убедительно доказали ошибочность такого мнения.

Praecitrullus является очень древним, возможно даже верхнемеловым реликтом, эволюция которого шла, однако, совсем иными путями, чем эволюция *Citrullus*. В. А. Гуляев (1962) отмечает, что зародышевый мешок его развивается не по Polygonum-типу, характерному для *Cucurbitaceae*, но по Allium-типу. Эндоспермальные гаустории по форме и размерам сильно отличаются от таковых у *Citrullus*. Пыльца его имеет шиповатую экзину, свойственную примитивному роду *Sicyos*, распространенному в Австралии, Полинезии и Америке, а также эволюционно подвинутому американскому роду *Cucurbita*. Можно предполагать, что дифференциация *Praecitrullus* началась еще в те далекие геологические времена, когда Азия и Америка имели тесную связь между собой, т. е. в конце мелового периода. Алешина (1971) отмечает, что палингруппа *Praecitrullus* является промежуточным звеном в развитии палингруппы *Cucurbita*. Возможно, что *Praecitrullus* занимает промежуточное положение и в более широком эволюционном смысле — между *Cucurbitaceae* Старого и Нового света. Заблуждение относительно его родства с *Citrullus* возникло, вероятно, на основе большого морфологического сходства семян этих родов.

О древности подтрибы *Benincasinae* свидетельствует также род *Diplocyclos*, распространенный в Африке, Юго-Восточной Азии и Австралии. По данным Алешиной (1971), он занимает промежуточное положение между палингруппами с шиповатой и сетчатой экзиной пыльцы.

Таким образом, сопоставление данных палинологии, эмбриологии и анатомии дало возможность выявить в подтрибе *Benincasinae* роды, наиболее близкие к *Citrullus* (*Acanthosicyos*, *Eureiandra*, *Benincasa*), окончательно исключить *Praecitrullus* из числа его предков и, наконец, показать древность этой подтрибы.

Последнее обстоятельство наводит на мысль, что предковые формы *Citrullus* следует искать среди более примитивных групп *Cucurbitaceae*, а именно в трибе *Fevilleae* (*Joliffieae* по Jeffrey, 1962).

По строению пыльцы триба *Fevilleae* неоднородна (Алешина, 1966). Часть входящих в нее родов имеет пыльцевые зерна с сетчатой скульптурой экзины, другие — с полосатой. У некоторых представителей этой трибы пыльца обнаруживает сходство с пыльцой *Citrullus*; среди них упоминаемый выше подрод *Microlagenaria* рода *Thladiantha* и в какой-то мере род *Gerrardanthus*.

Плод *Gerrardanthus* по анатомическому строению отнесен Б. Т. Матиенко (1967) к гистологическому типу *Citrullus*. Это один из немногих представителей *Cucurbitaceae*, имеющий высыхающие плоды типа коробочки, более древние в эволюционном отношении, чем сочные плоды типа тыквины. Матиенко считает, что склереидный слой, свойственный плодам *Citrullus*, можно рассматривать как остатки механической ткани, хорошо развитой у плодов типа коробочки. Следует отметить, что гистологическое строение плода *Citrullus* отличается слабой специализацией, что свидетельствует о его малой эволюционной подвинутости.

Таким образом, данные по морфологии пыльцы и анатомии плода *Citrullus* дают возможность считать этот род довольно древним и эволюционно мало подвинутым. Есть основания предполагать, что *Citrullus* филогенетически связан с такими примитивными представителями *Cucurbitaceae*, как *Thladiantha*, особенно *T. africana*, и, возможно, *Gerrardanthus*.

Следует отметить, что некоторые ботаники пытаются сблизить *Citrullus* с *Cucumis* и найти связующее звено между ними. Пангало (1955) называет такой мостовой формой *Praecitrullus*, Меузе (Meeuse, 1962) — *Citrullus naudinianus*. Однако сравнение пыльцы этих родов показывает, что они не обнаруживают филогенетической близости. По строению пыльцы *Cucumis* можно считать более подвинутым и эволюционно более молодым родом, чем *Citrullus*.

Предки арбуза, так же как других тыквенных, были мезофитами и имели облик лиан (Васильченко, 1939; Камилова, 1955; Пангало, 1955). Черты лиан проявляются и у современных *Cucurbitaceae*, которым свойственны тонкие эластичные стебли, крупные листья, развитые усики. Стебель внутри имеет полость, отличается слабым развитием склеренхимы и хорошо развитыми лубяными волокнами. Проводящие сосуды стебля крупные, приспособленные для подачи воды на большую высоту.

У современных форм арбуза усики утратили лазающую функцию, но приобрели свойство цепляться за неровности почвы и за другие растения, обеспечивая устойчивость против ветра.

О мезофильном характере предков арбуза свидетельствуют и встречающиеся среди культурных сортов цельнолистные формы, обнаруженные нами также у полукультурных арбузов из Судана. Этот реликтовый, архаический признак в последние годы нашел широкое применение в селекции гетерозисных гибридов арбуза. Генетическая устойчивость и рецессивный характер наследования позволяют использовать нерассеченный лист в качестве сигнального признака для выявления негибридных форм.

Климат на Земле в конце мелового и начале третичного периода был влажным и умеренно теплым. Эоцен и начало олигоцена ознаменовались значительным потеплением и уменьшением влажности в средних широтах (Криштофович, 1957). Здесь начинает развиваться субтропическая растительность, местами принимающая ксерофитный характер. Появляются степи и саванны.

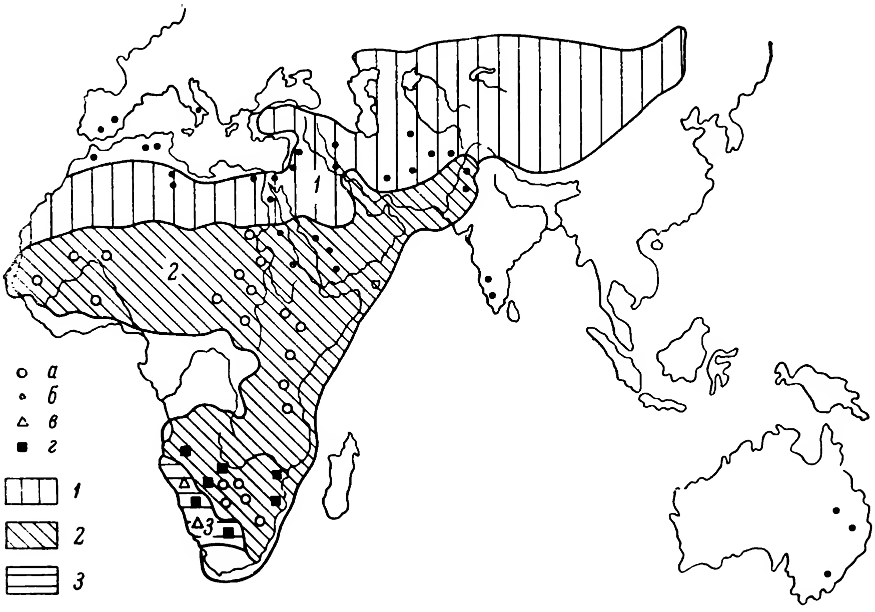
Видимо, в это время и начинает формироваться современный облик *Citrullus*. На смену мезофильным лианам тропического леса приходят ксерофиты, заселяющие саванны и пустыни.

Род *Citrullus* насчитывает 4 вида: *C. lanatus*, *C. colocynthis*, *C. ecirrhosus*, *C. naudinianus*. Современный ареал наиболее полиморфного из них — *C. lanatus* — простирается в границах Судано-Анголезской флористической области, охватывающей почти всю Африку, южную часть Аравии, Иран, Афганистан, Западный Пакистан. *C. ecirrhosus* сосредоточен в пустыне Намиб; там же преимущественно встречается и *C. naudinianus*. Вид *C. colocynthis* распространен в основном в Сахаро-Гобийской флористической области, лишь местами внедряясь в пределы Судано-Анголезской области (см. рисунок).

Таким образом, *Citrullus* в диком состоянии сосредоточен преимущественно в Африке, лишь частично заходя в Азию. Правда, один из его видов, *C. colocynthis*, встречается и в Австралии. Но попал он сюда, вероятно, сравнительно недавно. Легкие сухие плоды колоцинта могли быть занесены из Индии волнами океана. Таким же путем, вероятно, распространилась по земному шару и лагенария, имеющая африканское происхождение.

Можно предполагать, что древний ареал *Citrullus* был также приурочен в основном к Африке, и именно здесь происходила основная дифференциация этого рода. Видимо, Африку можно считать родиной многих *Cucurbitaceae*, так как здесь зарегистрировано большое число эндемичных видов этого семейства. Среди дикорастущих форм *Citrullus* эндемами Африки являются *C. naudinianus* и *C. ecirrhosus*. Первый из них встречается в Анголе, Намибии, Ботсване, Мозамбике, Южно-Африканской республике. Ареал второго ограничен районом пустыни Намиб.

C. naudinianus является ярко выраженным ксерофитом, приспособившимся к существованию в условиях пустыни. Он имеет многолетний утолщенный корень, сильно рассеченные листья, усики, редуцированные до шипов, мелкие бугорчатые плоды. Характерной особенностью *C. naudinianus* является двудомность, не свойственная другим видам *Citrullus*. Кожура семени представлена у него однородной тканью, состоящей только из эпидермиса и каменистых клеток. Морфологические, анатомические и другие особенности этого вида свидетельствуют о его примитивности и слабой эволюционной подвинутости. Видимо, *C. naudinianus* обособился в самом начале дифференциации *Citrullus*, и дальнейшая его эволюция шла по пути специализации, приспособления к пустынным условиям. О ранней обособленности *C. naudinianus* свидетельствует и его слабая перекрестная совместимость с другими видами *Citrullus* (Shimotsuma, 1963).



Распространение дикорастущих видов *Citrullus*.

а — *C. lanatus* (Thunb.) Mansf.; *б* — *C. colocynthis* (L.) Schrad.; *в* — *C. ecirrhosus* Cogn.; *г* — *C. naudinianus* (Sond.) Hook. f. Флористические области: *1* — Сахаро-Гобийская; *2* — Судано-Анголезская; *3* — область Намиба-Карру.

Своеобразие морфологических признаков и химического состава плодов *C. naudinianus* дало Меузе (1962) основание рассматривать его как особый подрод *Citrullus*, названный им *Pseudocucumis*. Джеффри (1962) даже вывел его за пределы *Citrullus* и отнес к роду *Acanthosicyos*.

Своеобразие и обособленность *C. naudinianus* дают возможность считать его наиболее древним видом среди *Citrullus*.

C. ecirrhosus также обладает рядом своеобразных черт. Он приспособился к максимальному использованию очень короткого в пустыне Намиб периода дождей благодаря быстрому росту вегетативной массы и одновременному раскрытию большого количества женских цветков на растении.

C. ecirrhosus, так же как *C. naudinianus*, плохо скрещивается с другими видами *Citrullus*. У гибридов обнаруживаются нарушения в мейозе, следствием чего является низкая фертильность пыльцы (Shimotsuma, 1963). Шимотзума, проводя цитологическое изучение гибридов между разными видами *Citrullus*, высказал предположение, что в дифференциации этого рода наряду с географической изоляцией значительную роль играли, видимо, хромосомные перестройки.

Третий дикорастущий вид — *C. colocynthis* — является эволюционно наиболее молодым и процветающим. Ареал его огромен и простирается от пустынь Северной Африки через Аравию, Иран, Афганистан в Индию и Австралию. Известен колоцинт и в СССР. Заросли его встречаются в Южной Туркмении по берегам р. Теджена. На месте значительной части современного ареала колоцинта в палеогене простиралось море Тетис, отступившее только в неогене. Можно предполагать, что дифференциация этого вида *Citrullus* происходила позже, уже в конце третичного периода, когда на месте отступившего моря образовалась пустыня. Об эволюционной подвинутости *C. colocynthis* свидетельствует отчетливо выраженная дифференциация слоев кожуры семени и другие анатомические признаки. Колоцинт легко скрещивается со столовым арбузом и дикорастущими формами *C. lanatus*, давая фертильные гибриды. Вид очень полиморфен, особенно его африканские формы, обнаруживающие большое разнообразие по признакам листа и плода. Азиатские колоцинты более однотипны.

Колоцинт является типичным ксерофитом, хорошо приспособленным к суровым условиям пустыни. Растения его компактные, с мелкими сильно рассеченными листьями и крепкими усиками, цепляющимися за выступы почвы и соседние кусты. Многочисленные высыхающие плоды колоцинта легко перекатываются на большие расстояния, обеспечивая широкое расселение вида.

Четвертый вид — *C. lanatus* — наиболее полиморфен среди *Citrullus*. Он включает дикорастущие и возделываемые арбузы. Благодаря последним этот вид вышел далеко за пределы Африканского континента и распространился по всему земному шару. В отличие от дикорастущих форм возделываемые арбузы известны не только в Старом, но и в Новом свете.

Современный ареал *C. lanatus* разорван (см. рисунок), что свидетельствует о большой древности этого вида. Со времени путешествия Ливингстона заросли диких арбузов известны в Калахари (ныне территория Ботсваны), небольшие очаги встречаются в Танзании, Кении, Судане, а также в Нигерии, Гане, Сенегале. Дикорастущие формы *C. lanatus* тяготеют в основном к Южной и Восточной Африке. В западной части континента они встречаются значительно реже.

Западноафриканские представители этого вида весьма своеобразны по морфологии и анатомии семян. Последние по форме и размеру напоминают семена тыквы, в плоде они заключены в толстые слизистые капсулы. Защитный слой семенной кожуры представлен только одним рядом каменистых клеток в отличие от других форм этого вида, у которых кожура семени состоит их разнородных тканей. Своеобразие западноафриканских представителей *C. lanatus* дало нам основание выделить их в самостоятельный подвид — ssp. *mucosospermus* — слизистосемянный (Фурса, 1972). В отличие от других видов растения *C. lanatus* имеют более мезофильный облик. Они, как правило, мощные, с длинными густоопушенными плетями, крупными листьями и плодами, достигающими иногда 20 кг. В дикорастущем состоянии известны горькие и съедобные негорькие формы этого вида. Генетически они близки между собой и по плодам не всегда различаются.

Предками столового арбуза были, вероятно, съедобные формы типа «Tsamma», сохранившиеся до сих пор в Калахари. Но не отсюда они были взяты в культуру. На тысячи километров вокруг Калахари нет и признаков земледелия. Эти районы издавна были заселены кочевыми племенами. Ареал естественного произрастания съедобных форм арбуза был на заре земледелия несомненно намного шире и простирался вдоль берегов Восточной Африки до Судана и Египта, а, возможно, и за пределы континента до Индии (Stuhlman, 1909). Предки столового арбуза, эти формы «эволюционного перепутья», как назвал их Пангало, сохранились здесь только потому, что впадина Калахари оказалась как бы естественным заповедником, которого в течение многих тысячелетий не касались никакие геологические бури. С олигоцена климат Калахари также не претерпел резких изменений, поэтому и дошли до нас эти реликты третичного периода.

Картина эволюции *Citrullus* в общих чертах представляется нам в следующем виде (см. таблицу).

Наиболее примитивным и своеобразным является *C. naudinianus*, возникший в самом начале дифференциации рода, когда признаки видов только начинали формироваться. Эволюция *C. naudinianus* пошла по пути

Примерная схема эволюции *Citrullus*

Эра	Период		Эпоха	Продолжительность	Появление родов и видов
Кайнозойская	Четвертичный		Современная	1 млн лет	Культурные формы ↑ *C. lanatus*
			Плейстоцен		Современные виды *Citrullus*
	Третичный	неоген	Плиоцен	25—30 млн лет	*Citrullus colocynthis* ↑
			Миоцен		*Citrullus ecirrhosus* ↑ *Citrullus lanatus* ↑ *Citrullus naudinianus* ↑
		палеоген	Олигоцен	30—35 млн лет	*Citrullus*, *Acanthosicyos* ↑ ↑
			Эоцен		→ *Thladiantha africana* *Eureiandra*
			Палеоцен		—*Thladiantha*

резкой специализации и не дала новых форм. Наименее специализированным среди *Citrullus* является *C. lanatus*. Можно предполагать, что именно этот вид оказался исходным для других. В процессе эволюции, вероятно, довольно рано обособился и *C. ecirrhosus*. Однако он все же сохранил определенное сходство с *C. lanatus* по морфологии плода и семян. Позднее других, в конце третичного периода, сформировался *C. colocynthis*.

В третичный период и более позднее время *C. lanatus* отличался большим многообразием форм и обширным ареалом. Благодаря высокому полиморфизму он оказался исходным не только для других видов, но и для культурного арбуза. Термин ancestralis — предковый, предложенный Гольдгаузен для калахарских форм арбуза, по сути своей очень верно отражает исходное положение *C. lanatus*.

Таким в общих чертах представляется нам путь эволюции *Citrullus* от примитивных предковых форм до дифференциации на виды и начала эволюции культурного арбуза.

ЛИТЕРАТУРА

Алешина Л. А. (1964). О пыльце тыквенных. Бот. ж., 49, 12. — Алешина Л. А. (1966). Палинологические данные к систематике трибы *Fevilleae* Pax сем. *Cucurbitaceae* Juss. Бот. ж., 51, 2. — Алешина Л. А. (1971). Палинологические данные к систематике и филогении семейства *Cucurbitaceae* Juss. В кн.: Морфология пыльцы. — Васильченко И. Т. (1939). Арбуз как «болотное» растение. Природа, 3. — Гуляев В. А. (1962). О типе зародышевого мешка *Praecitrullus fistulosus* (Stocks) Pang. ДАН СССР, 146, 5. — Гуляев В. А. (1963). Сравнительная эмбриология *Cucurbitaceae* и ее значение для систематики семейства. Бот. ж., 48, 1. — Дорофеев П. И. (1957). О плиоценовой флоре нагавских глин на Дону. ДАН СССР, 117, 1. — Камилова Ф. Г. (1955). Особенности строения и формирования стебля бахчевых тыквенных. Тр. Инст. бот. АН Узб.ССР, 3. — Криштофович А. Н. (1957). Палеоботаника. — Матиенко Б. Т. (1963). Анатомия плода *Benincasa* Savi и ее сходство с анатомией плода тыквы и арбуза. Изв. АН Молд. ССР, 10. — Матиенко Б. Т. (1967). Сравнительная анатомия и ультраструктура плодов тыквенных. Автореф. дисс. — Немирович-Данченко Е. Н. (1965). Морфолого-систематическое изучение нектарников семейства тыквенных. Изв. Сиб. отд. АН СССР, сер. биол.-мед., 2, 8. — Пангало К. И. (1944). Новый род семейства

Cucurbitaceae — *Praecitrullus* m. — прапращур современных арбузов (*Citrullus* Forsk.). Бот. ж., 29, 5. — Пангало К. И. (1955). Происхождение и эволюционный путь бахчевых культур. Пробл. бот., 45, 2. — Попов В. В. (1956). Географическое распространение и кормовые связи рода Ctenoplectra F. Sm. (Hymenoptera, Melittidae). ДАН СССР, 108, 5. — Сойфер В. Н. (1964). Анатомия семян семейства *Cucurbitaceae* Juss. как систематический признак. Бюлл. МОИП, отд. биол., 69, 1. — Тахтаджян А. Л. (1970). Происхождение и расселение цветковых растений. — Фурса Т. Б. (1972). К систематике рода *Citrullus* Schrad. Бот. ж., 57, 1. — Jeffrey C. (1962). Notes on *Cucurbitaceae* including a proposed new classification on the family. Kew Bull., 15, 3. — Jeffrey C. (1964). A note on pollen morphology in *Cucurbitaceae*. Kew Bull., 17, 3. — Meeuse A. (1962). The *Cucurbitaceae* of Southern Africa. Bothalia, 8. — Shimotsuma M. (1963). Cytogenetic and evolutionary studies in the genus *Citrullus*. Report Kihara Isnt. Biol. Researsh, 15. — Stuhlmann F. (1909). Beiträge zur Kulturgeschichte von Ostafrica. Deutsch Ost Afr., 10.

Всесоюзный институт растениеводства,
Ленинград.

(Получено 2 VII 1972).

SUMMARY

An attempt is made to establish phylogenetic connections of *Citrullus* with other representatives of *Cucurbitaceae* and to trace the main directions of evolution of this genus.

Data on pollen morphology, embryology, anatomy of fruits and seeds make it possible to consider *Citrullus* closely related with genera *Acanthosicyos*, *Eureiandra*, *Benincasa*. Structure of pollen gives also ground for suggestion, that *Citrullus* is phylogenetically connected with such primitive genus as *Thladiantha*.

The evolution of *Citrullus* took place mainly on the territory of Africa. Untill present time the most primitive species of this genus — *C. naudinianus* hes survived. The most polymorphic species — *C. lanatus* proved to be the initial form for *C. ecirrhosus* and *C. colocynthis*, as well as for cultivated forms of water-melons.

УДК 581.331.1 : 582.594.2

Э. С. Терехин и О. П. Камелина

ЭНДОСПЕРМ *HABENARIA LINEARIFOLIA* MAXIM. и *NEOTTIA NIDUS-AVIS* (L.) RICH.

(К ВОПРОСУ ОБ ЭВОЛЮЦИИ ЭНДОСПЕРМА У ОРХИДНЫХ)

С 1 рисунком и 2 таблицами рисунков

E. S. TERYOKHIN AND O. P. KAMELINA. THE ENDOSPERM OF *HABENARIA LINEARIFOLIA* MAXIM. AND *NEOTTIA NIDUS-AVIS* (L.) RICH. (TO THE PROBLEM OF ENDOSPERM EVOLUTION IN *ORCHIDACEAE*)

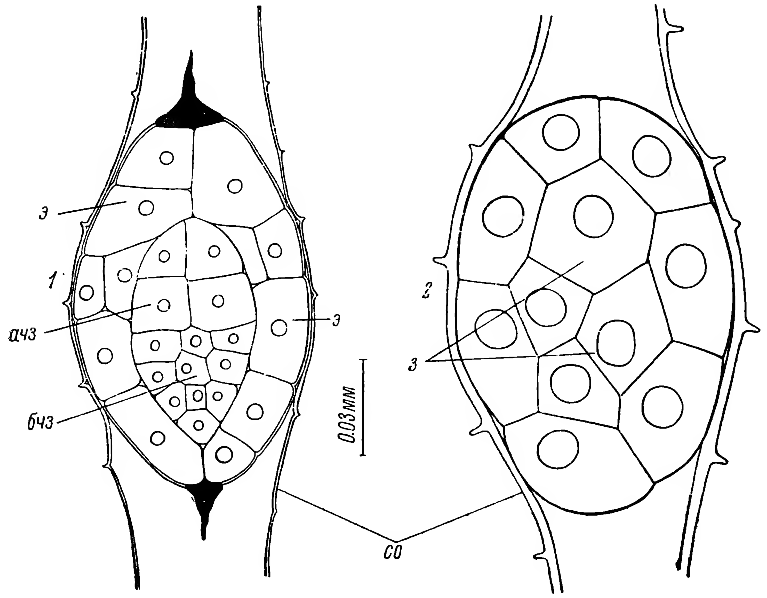
В настоящей статье продолжено обсуждение вопроса об эволюции эндосперма в семействе орхидных. Приведены данные по образованию и развитию одноядерного эндосперма у *Habenaria linearifolia* и дополнительные материалы по образованию и развитию эндосперма у *Neottia nidus-avis*. Корреляции между степенью развития зародышевого мешка и эндосперма у орхидных не обнаружено. Эволюционная редукция эндосперма в общем находится в прямой зависимости от степени редукции зародыша и в обратной — от степени развития его суспензорного аппарата. В случаях крайней редукции эндосперм представлен у орхидных первичным ядром эндосперма с окружающей его цитоплазмой. В этих случаях возможно, по-видимому, идентифицировать понятия первичного ядра эндосперма (с окружающей цитоплазмой) с понятием эндосперма как такового. Для *N. nidus-avis* отмечена возможность образования диплоидного эндосперма.

Изучение эмбриологии орхидных связано с большими трудностями. Об этом можно судить по разным объяснениям одних и тех же процессов, происходящих у одних и тех же родов и видов. Хорошо известно, в частности, что разное толкование дается развитию зародышевого мешка и эндосперма у *Cypripedium* (Pace, 1907; Afzelius, 1916; Rutgers, 1923; Prosina, 1930; Francini, 1931; Carlson, 1945; Swamy, 1949; Поддубная-Арнольди, 1959, 1964б; Савина, 1964). Менее известны различия во взглядах на развитие и строение женского гаметофита и оплодотворение у *Ophrys* (Сенянинова, 1924; Hagerup, 1947; Савина, 1972а, б), на происхождение и развитие зародышевого мешка и эндосперма у *Neottia* (Модилевский, 1916, 1918; Терехин и Камелина, 1969).

Особенно спорна в наше время проблема эндосперма у орхидных. Все исследователи эмбриологии орхидных согласны с тем, что эндосперм в этой группе растений претерпел в процессе эволюции значительные редукционные изменения (Баранов, 1915; Kusano, 1915; Netolitzky, 1926; Schnarf, 1927, 1931; Swamy, 1949; Магешвари, 1954; Цингер, 1958; Wirth a. Withner, 1959; Худяк, 1963; Поддубная-Арнольди, 1964а, б, и др.). Среди эмбриологов и систематиков широко распространено также мнение, что у большей части (если не у всех) представителей этого семейства эндосперм вообще отсутствует (Навашин, 1900, 1951; Баранов, 1915; Afzelius, 1916; Модилевский, 1916, 1918; Swamy, 1949, и др.). Следует, однако, заметить, что выражение «эндосперм отсутствует» в применении к орхидным означает, что первичное ядро эндосперма далее не делится и клеточный эндосперм не образуется (Баранов, 1924; Schnarf, 1927, 1931; Hagerup, 1945, и др.). В других случаях имеется в виду, что не образуется и само первичное ядро эндосперма вследствие того, что не происходит слияния полярных ядер и спермия. У *Phajus blumei*, *Phajus* sp. и *Arundia speciosa* обнаружено, что три ядра (а именно, два полярных ядра и спермий) после оплодотворения не сливаются, на всех стадиях развития зародыша «остаются обособленными и вследствие этого эндосперм не образуется» (С. Г. Навашин, 1951 : 228). Такой же случай отметил П. А. Баранов (1917 : 25) для *Trichosma suavis*.

У некоторых орхидных, например у *Cypripedium* и *Epipactis*, первичное ядро эндосперма испытывает несколько делений без цитокинеза (Carlson, 1945; Hagerup, 1945; Поддубная-Арнольди, 1964б). В этом случае считается возможным признавать существование эндосперма у орхидных.

Для орхидных характерна тенденция к редукции числа ядер в халазальном конце зародышевого мешка, вследствие чего зрелый зародышевый мешок может содержать 8, 7, 6 или 5 ядер (см. Swamy, 1949). У одного и того же вида может быть несколько различных состояний зародышевого мешка. Кроме того, возможны и различные варианты в пределах одного состояния (ядерный или клеточный антиподальный аппарат, различное число антиподальных клеток). При этом отчетливой корреляции между степенью развития халазальной области зародышевого мешка и эндосперма не наблюдается. Так, у *Epipactis pubescens* или *Goodyera repens* зародышевый мешок имеет три антиподальные клетки и одно ядро первичного эндосперма (Brown a. Sharp, 1911; Afzelius, 1916). С другой стороны, зародышевый мешок *Chamaeorchis alpina* может быть 6-ядерным, а эндосперм представлен двумя ядрами (Afzelius, 1916). Для *Cypripedium* (*Paphiopedilum*), *Vanilla*, *Epipactis*, *Orchis* и других родов характерна частая депрессия халазальной области зародышевого мешка, хотя некоторым из них свойственно образование сравнительно многоядерного эндосперма (Pace, 1907; Afzelius, 1916; Hagerup, 1944, 1945; Swamy, 1947, 1949; Поддубная-Арнольди, 1964а; Савина, 1965, и др.).



Структура сформированного семени (продольный разрез).

1 — *Moneses uniflora* (L.) Salisb. (*Monotropaceae*); *2* — *Neottia nidus-avis* (L.) Rich. (*Orchidaceae*). *з* — зародыш; *ачз* — апикальная часть зародыша; *бчз* — базальная часть зародыша; *э* — эндосперм; *со* — семенная оболочка.

Как отмечал Свами (Swamy, 1949 : 195), 6-ядерный зародышевый мешок наиболее широко распространен у орхидных. 6-ядерный зародышевый мешок обычно возникает вследствие того, что халазальная пара ядер 4-ядерного зародышевого мешка отстает в развитии от микропилярной пары ядер. Обычно ко времени деления микропилярной пары ядер и образования нормального яйцевого аппарата в халазальном конце зародышевого мешка все еще видны только два свободных ядра. В некоторых случаях задержка в развитии халазальной области начинается уже в стадии 2-ядерного зародышевого мешка. Это может привести к формированию 5-ядерной структуры зрелого зародышевого мешка.

В связи с редукцией халазальных структур зародышевого мешка орхидных, а также в связи с известными случаями отсутствия делений первичного ядра эндосперма возникает вопрос, какие структуры мы должны считать эндоспермом.

Большинство исследователей считает, что у орхидных как многоядерный эндосперм, так и неразделившееся первичное ядро эндосперма очень быстро дегенерируют после его сформирования (Schnarf, 1927; Swamy, 1949; Магешвари, 1954; Wirth a. Withner, 1959; Савина, 1964, и др.). Ливит (Leavitt, 1901) отметил, однако, что у *Spiranthes cernua* живая протоплазма окружает первичное ядро эндосперма, помогая прохождению питательных веществ к зародышу. «Если этот взгляд правилен, — заметил Шнарф (Schnarf, 1927 : 330), — то здесь имеется налицо случай одноядерного эндосперма, который, правда, недолго существует».

В предыдущей статье (Терехин и Камелина, 1969), посвященной также эндосперму орхидных, мы описали комплекс факторов, который обусловливает, по нашему мнению, редукцию эндоспрема у орхидных. Нами было показано, что эндосперм у орхидных выполняет свою функцию — питание зародыша только в период внутрисеменного развития. Отсутствие необходимости в питании проростка достаточно убедительно объясняет, на наш взгляд, исчезновение эндосперма в зрелых семенах орхидей. В той же статье в связи с вопросом о степени редукции эндосперма у орхидных нами были исследованы развитие эндосперма и эмбриогенез у *Epipactis atrorubens* (Hoffm.) Schultes и *Platanthera bifolia* (L.) Reichb. Было подтверждено развитие эндосперма у *E. atrorubens* до стадии 4-х ядер, описанное ранее другими исследователями (Hagerup, 1944; Савина, 1965). Было также отмечено отсутствие суспензора у зародышей этого вида орхидей. Для *P. bifolia* было отмечено сравнительно длительное функционирование одноядерной центральной клетки зародышевого мешка и согласованная с развитием зародыша ее постепенная дегенерация.

В настоящей работе дополнительно к *P. bifolia* был изучен вид *Habenaria linearifolia* Maxim., эндосперм у которого также представлен одноядерной центральной клеткой. Весьма интересно, что хотя эндосперм у *H. linearifolia* во все время его существования представлен одноядерной структурой (первичным ядром эндосперма с окружающей его плазмой), развитие зародышевого мешка здесь не угнетено и протекает по Polygonum-типу. После завершения редукционного деления макроспороцита моноспорический женский гаметофит *H. linearifolia* развивается характерным для Polygonum-типа способом из халазальной макроспоры (табл. I, *1—6*). Сформированный зародышевый мешок представлен яйцевым аппаратом, тремя антиподами и центральной клеткой, ядро которой образуется в результате слияния двух полярных ядер. Двойное оплодотворение протекает обычным образом (табл. I, *8*).

Первичное ядро эндосперма далее не делится, но, как можно видеть из сравнения соответствующих стадий развития *H. linearifolia* (табл. I, *8—15*) и *N. nidus-avis* (табл. II, *16—27*), одноядерная центральная клетка выполняет функции эндосперма таким же образом, как и 4-ядерная. Ядро центральной клетки *H. linearifolia* довольно долго (до образования 4-клеточного зародыша) сохраняет свое строение, форму и размеры, что свидетельствует о нормальном отправлении им своих функций, и начинает дегенерировать сопряженно с дифференциацией и развитием суспензора (табл. I, *9—15*). Весьма примечательно то, что эндосперм функционирует здесь на основе структур нередуцированного зародышевого мешка, что еще раз подтверждает отсутствие прямых корреляций между редукцией зародыша и эндосперма, с одной стороны, и редукцией зародышевого мешка, с другой.

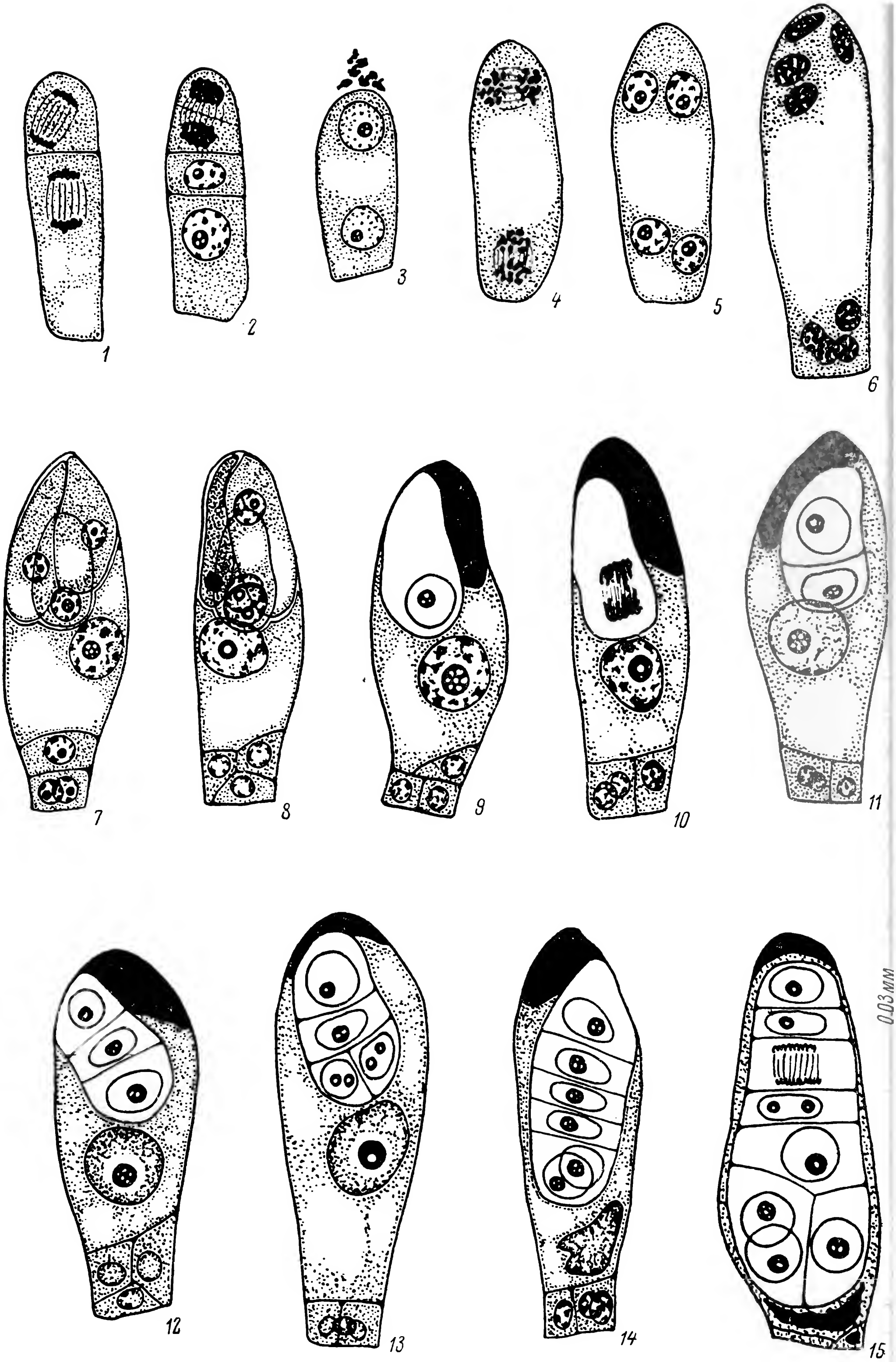


Таблица I

Развитие зародышевого мешка и эндосперм у *Habenaria linearifolia* Maxim.

1—2 — спорогенез; *3—6* — развитие зародышевого мешка; *7* — зрелый зародышевый мешок; *8* — оплодотворение; *9—15* — сопряженное развитие зародыша и эндосперма; *14* — начало видимой дегенерации эндосперма.

В процессе изучения орхидных нами были получены дополнительные материалы по развитию зародышевого мешка и эндосперма у *N. nidus-avis*. Представление Модилевского (1916, 1918) о биспорическом (Allium-тип) способе развития зародышевого мешка у этого вида в нашем исследовании не было подтверждено. Напротив, на целой серии картин было установлено нормальное редукционное деление материнской клетки мегаспор и образование характерной Т-образной тетрады (табл. II, *1*).

Зародышевый мешок *N. nidus-avis* развивается из халазальной мегаспоры. В его развитии нетрудно уловить модификацию Polygonum-типа, обусловленную угнетением развития халазальной области. Микропилярная область зародышевого мешка развивается обычным образом, формируя яйцевой аппарат (яйцеклетка и две синергиды) и верхнее полярное ядро (табл. II, *2—15*). Развитие халазальной области зародышевого мешка всегда угнетено, так что сформированный зародышевый мешок *N. nidus-avis* бывает либо 5-ядерным, либо 6-ядерным и никогда 8-ядерным (табл. II, *5*, *10—14*). Структуры антиподальной области зародышевого мешка всегда представлены не клетками, но свободно лежащими ядрами.

Угнетение развития халазальной области зародышевого мешка проявляется обычно уже на стадии двух ядер (табл. II, *3*). Халазальное ядро к концу двухъядерной стадии развития зародышевого мешка оказывается значительно меньшим и окружено меньшим количеством цитоплазмы в сравнении с микропилярным ядром. Возможно, что именно различия в распределении цитоплазмы в двухъядерном зародышевом мешке *N. nidus-avis* ответственны за первые этапы угнетения развития ядер в его халазальной области: замедление роста ядра и задержку его деления (табл. II, *2*, *3*).

Как показывают наши наблюдения, степень угнетения развития ядер халазальной области зародышевого мешка на двухъядерной и следующих стадиях его формирования может быть весьма различной, в связи с чем в определенной степени различны и способы развития зародышевого мешка в целом. В некоторых случаях халазальное ядро двухъядерного зародышевого мешка далее не делится и либо начинает дегенерировать (путем пикноза) уже на стадии второго деления микропилярных ядер, либо сохраняется в виде темноокрашенного и деформированного ядра вплоть до оплодотворения (табл. II, *3*, *4*, *5*).

В других случаях деление халазального ядра происходит (табл. II, *6*), однако это деление часто запаздывает или протекает с различного рода нарушениями (табл. II, *7—11*). Два дочерних ядра обычно вскоре после деления приобретают характерный вид более или менее пикнотизированных, деформированных ядер (табл. II, *9*, *12*, *13*, *14*). Хотя у нас нет прямых наблюдений, но не исключено, что зародышевые мешки с сильно пикнотизированными халазальными ядрами дегенерируют, не достигнув полного развития (табл. II, *9*). В некоторых случаях процесс угнетения развития и дегенерации халазальных ядер происходит более замедленными темпами и в сформированном зародышевом мешке вплоть до оплодотворения можно видеть два более или менее деформированных темноокрашенных халазальных ядра, в которых можно, однако, еще разглядеть ядрышки (табл. II, *12*).

Более часто в готовых к оплодотворению зародышевых мешках можно наблюдать более пикнотизированные ядра с разной степенью деформации, обычно без ядрышек (табл. II, *13*, *14*). В настоящее время мы не располагаем еще данными о заключительных этапах лизиса халазальных ядер после оплодотворения, вероятно вследствие того, что этот процесс протекает очень быстро. В зрелом зародышевом мешке халазальные ядра всегда занимают положение у антиподального полюса зародышевого мешка. Нам удалось наблюдать несколько случаев двойного оплодотворения *N. nidus-avis*, в связи с чем можно, по-видимому, говорить о стабильности его у этого вида (табл. II, *15*).

Строение зародышевого мешка *N. nidus-avis* после оплодотворения определенно указывает на то, что халазальные ядра не участвуют в двой-

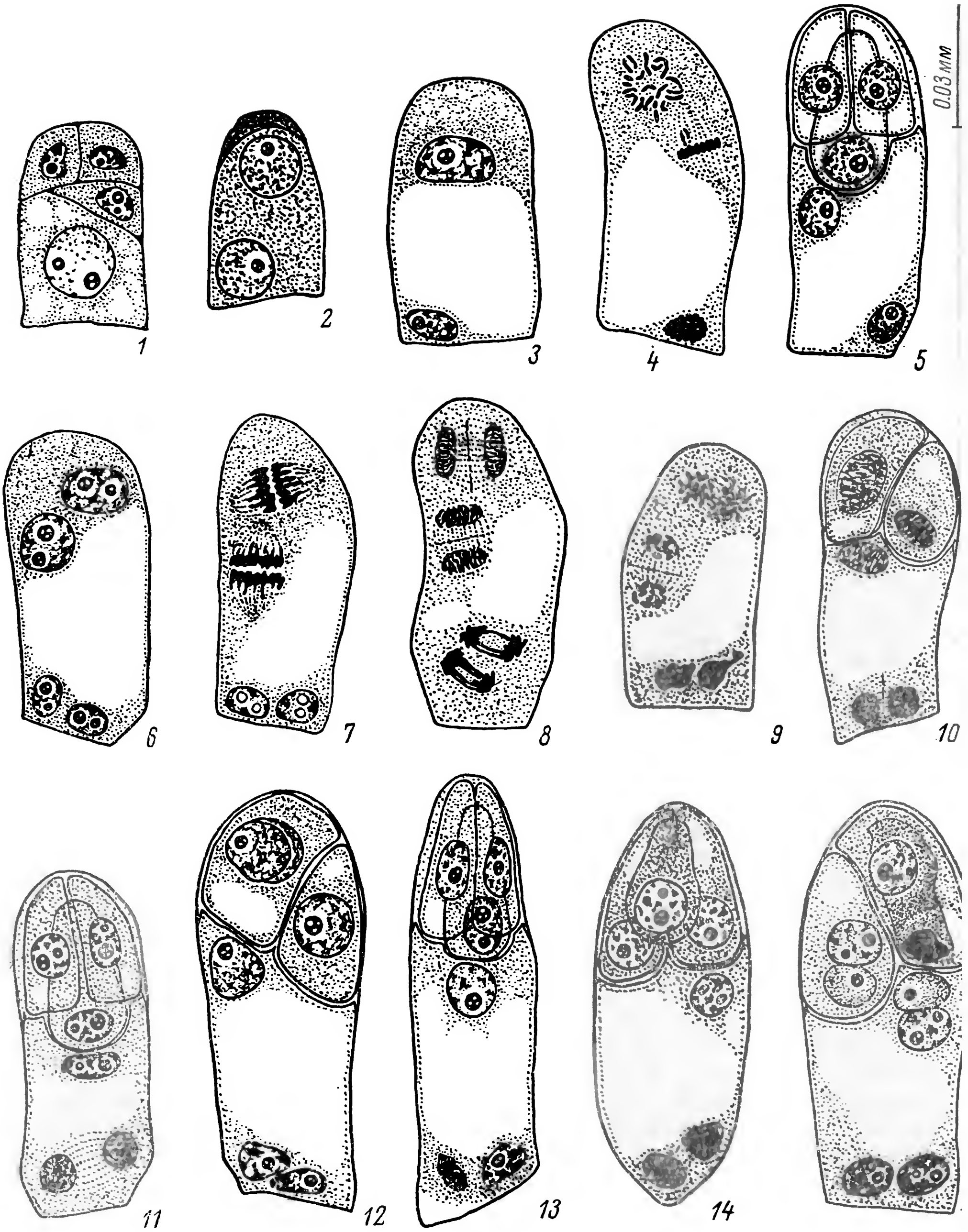
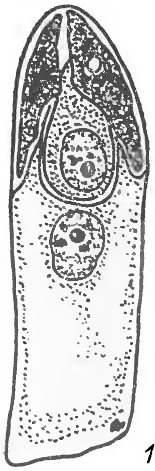
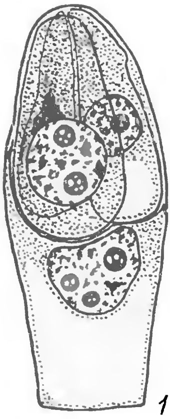


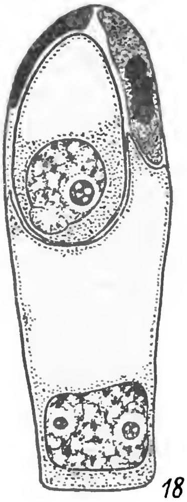
Таблица II

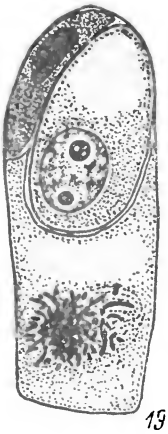
Развитие зародышевого мешка и эндосперма у *Neottia nidus-avis* (L.) Rich.

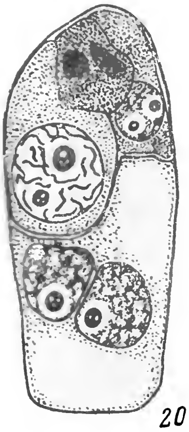
1 — тетрада мегаспор; *2—4*, *6—9* — развитие зародышевого мешка; *5*, *10—14* — зрелый зародышевый мешок; *3—5*, *9*, *12—15* — дегенерация халазальных (антиподальных) ядер зародышевого мешка; *15* — двойное оплодотворение; *16—17* — первоначальное положение первичного ядра эндосперма; *18* — последующее положение первичного ядра эндосперма (в ядре яйцеклетки еще различим спермий); *19* — деление первичного ядра эндосперма; *20* — 2-ядерный эндосперм; *21* — «молодой» 4-ядерный эндосперм; *22—24* — различные промежуточные положения ядер эндосперма в зародышевом мешке; *25—27* — конечное стабильное положение ядер эндосперма в зародышевом мешке; *27* — дегенерация ядер эндосперма.

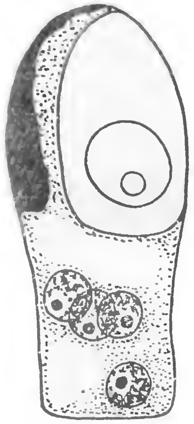

16

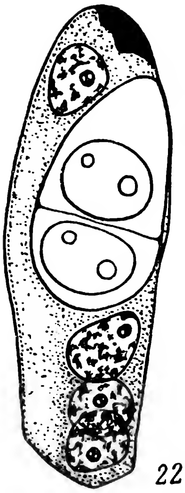

17

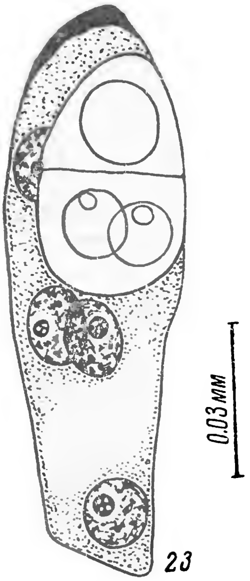

18


19

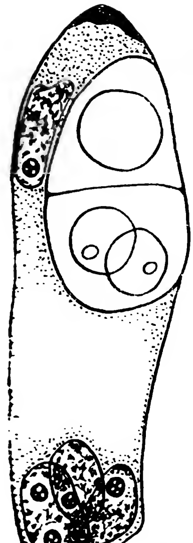

20

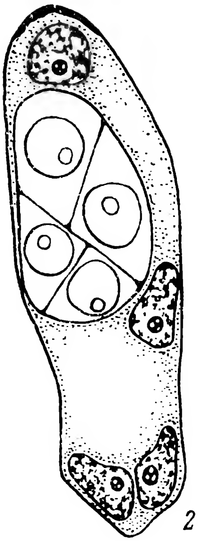

21

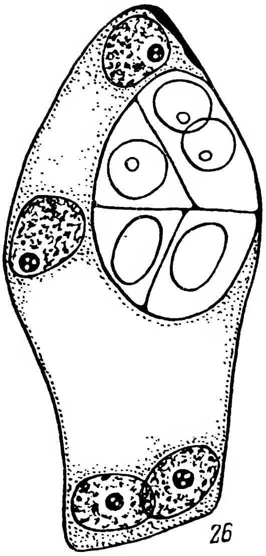

22

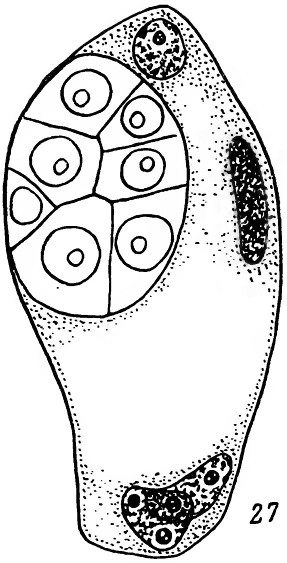


23


24


25


26


27

ном оплодотворении и образовании эндосперма и что их окончательный лизис происходит весьма быстро. Об этом можно судить по их отсутствию в зародышевом мешке уже во время завершения слияния верхнего полярного ядра и спермия (табл. II, *16*). Отсутствие халазальных ядер и на последующих этапах развития зародышевого мешка, в период роста и деления первичного ядра эндосперма (табл. II, *17—20*), подтверждает дегенерацию халазальных ядер в период оплодотворения. Эфемерность антиподальных структур зародышевого мешка — весьма обычное явление среди покрытосеменных. Объем только что образовавшегося первичного ядра эндосперма также свидетельствует в пользу его диплоидного (верхнее полярное ядро+спермий) происхождения (табл. II, *16*). Хотя нам не удалось точно подсчитать число хромосом в пластинке деления первичного ядра эндосперма, примерный подсчет также оказался близким 2n.

В литературе известны попытки объяснить слабую дифференциацию зародыша в зрелых семенах орхидей редукцией эндосперма (Coulter a. Chamberlain, 1912). Но, как уже отметили Вирт и Витнер (Wirth a. Withner, 1959), у *Podostemaceae* эндосперм отсутствует, а в зрелых семенах имеются хорошо развитые зародыши; это опровергает предположение Коултера и Чамберлейна. Вирт и Витнер отмечают, что орхидеи, у которых первичное ядро эндосперма испытывает несколько делений, имеют не более дифференцированные зародыши, чем другие виды. На основании этого они приходят к выводу об отсутствии корреляции между степенью развития эндосперма и степенью дифференциации зародыша.

ТАБЛИЦА 1

Число свободных ядер в зародышевых мешках некоторых орхидей

Вид	Число ядер в центральной клетке после оплодотворения	Автор
Vanilla planifolia	10	Swamy, 1949 *
Cypripedium insigne	3—6	Поддубная-Арнольди, 1946б *
C. parviflorum	4	»
C. spectabile	4	»
C. barbatum	4	»
C. calceolus	2—4	Савина, 1965 *
C. guttatum	4	Прозина, 1930 *
C. reginae	4	Schnarf, 1931 *
Bletilla striata	4—8	Tohda, 1968 *
Epipactis latifolia	4—6	Hagerup, 1945 *
E. atrorubens	2—4	Савина, 1965 *; Терехин и Камелина, 1969 *
Neottia nidus-avis	4	Терехин и Камелина, 1969 *
Chamaeorchis alpina	2—4	Afzelius, 1916 *
Cephalanthera damasonicum	2 — несколько	Hagerup, 1947 *
C. longifolia	2	»
Orchis maculata	1—2	Савина, 1965 *
Spiranthes australis	1—3	Баранов, 1915; Maheshwari a. Narayana, 1952
Nigritella nigra	4	Afzelius, 1928
Trichosma suavis	3	Баранов, 1917
Saccolabium ampullaceum	1—2	Баранов, 1917
Bletia shepherdii	4	Sharp, 1912
Phajus grandifolius	3—4?	Sharp, 1912
Corallorhiza maculata	2—4	Sharp, 1912
Oncidium praetextum	2—3	Afzelius, 1916
Ophrys myodes	2	Сенянинова, 1924

* Звездочкой отмечены случаи совпадения точки зрения авторов статьи и цитируемых авторов на природу свободных ядер.

Мы считаем, что хотя тесной корреляции между развитием зародыша и эндосперма действительно нельзя подметить, существует определенная взаимосвязь между некоторыми способами эмбриогенеза, характером и степенью развития эндосперма. Эта связь довольно сложная, так как она обусловлена не одним (степень редукции зародыша), а по крайней мере двумя факторами (степень редукции зародыша и степень развития суспензора).

На табл. 1 и 2 приведены данные о числе свободных ядер в зародышевом мешке некоторых орхидных после оплодотворения. Мы интерпретируем эти свободные ядра как ядра эндосперма. В большинстве случаев наше толкование совпадает с точкой зрения автора использованного источника; во всех других случаях можно ожидать выяснения эндоспермальной природы свободных ядер в зародышевом мешке после оплодотворения в результате более детального изучения представленных на таблице видов.

ТАБЛИЦА 2

Виды орхидей, у которых развитие эндосперма не идет далее образования первичного ядра

Вид	Автор
Platanthera bifolia	Терехин и Камелина, 1969
Habenaria ciliaris	Brown, 1909
H. linearifolia . . .	Терехин и Камелина, 1972
Coeloglossum viride .	Afzelius, 1916
Gymnadenia albida . . .	»
Goodyera repens . . .	»
Orchis morio	»
O. sambucina . .	»
O. latifolia . .	Strasburger, 1900
O. maculata . .	Strasburger, 1900; Hagerup, 1944
O. mascula	Strasburger, 1900
Himantoglossum hircinum . .	»
Gastrodia elata . . .	Kusano, 1915
Epipactis pubescens . .	Brown, Sharp, 1911
Spiranthes cernua . . .	Leavitt, 1901
Herminium monorchis . .	Баранов, 1924

Мы сопоставили данные табл. 1 и 2 с данными о типах и степени развития суспензорного аппарата (Swamy, 1949; Терехин и Камелина, 1969, и др.) и с нашими материалами о степени развития зародыша в сформированных семенах орхидей. Это сопоставление позволяет сделать вывод о том, что многоядерный эндосперм встречается главным образом у орхидей, зародыши которых лишены суспензора или имеют слабо развитый суспензор (I и II типы суспензоров по Свами). Сюда относятся виды *Vanilla* (до 10 ядер эндосперма), *Phajus* (до 4 ядер), *Cypripedium* (до 6 ядер), *Epipactis* (до 6 ядер), *Neottia* (до 4 ядер), *Nigritella* (до 4 ядер) и целый ряд других растений.

По мнению Свами (Swamy, 1949 : 217) «бессуспензорные зародыши широко представлены в трибах *Cypripedilinae* и *Neottinae*, зародыши с суспензором I типа — в *Phajinae* и *Dendrobiinae*; с суспензором II типа — в *Ophrydinae*». Можно думать, что именно в этих группах растений в первую очередь будут обнаружены виды с многоядерным эндоспермом.

Интересно также, что число ядер эндосперма (от одного до нескольких) может варьировать у одного и того же вида (Afzelius, 1916; Савина, 1964).

Таким образом, число ядер эндосперма у орхидных находится в обратной зависимости от степени развития суспензора. На эту коррелятивную зависимость, очевидно, накладывается и другая: число ядер эндосперма у орхидных, видимо, уменьшается с уменьшением массы зародыша, числа клеток, составляющих зрелый зародыш, и его дифференциации. Именно поэтому виды со стабильно одноядерным длительно существующим эндоспермом характерны для растений со слабо развитым суспензором и сравнительно небольшим зрелым зародышем. Такие растения, как показано на табл. 2, характерны для представителей родов *Platanthera*, *Habenaria*, *Gastrodia*, *Orchis*, *Gymnadenia*, *Goodyera* и др.

Анализ литературных данных и наши исследования не позволяют нам согласиться с мнением Свами (1949) и некоторых других эмбриологов о том, что эндосперм развивается только у представителей *Cypripedilinae* и *Neottiinae* и не встречается ни в одном из родов с более высокой специализацией и что утрата эндосперма является прогрессивной тенденцией у орхидных. Наше исследование крайних случаев редукции эндосперма у орхидных показывает, что этот процесс не сопровождается его полной элиминацией и образованием замещающих структур.[1] Происходящее у многих орхидных частичное замещение эндосперма деятельностью суспензорного аппарата, равно как и редукция зародышей, также не дают основания для вывода о полной элиминации эндосперма. Высокая степень сходства процессов развития, предшествующих образованию эндосперма у ряда орхидей, позволяет предположить, что не только у исследованных видов, но и у других видов со сходным способом развития женского гаметофита будет обнаружено наличие эндосперма (хотя бы одноядерного).

У орхидных, таким образом, могут быть выделены два основных типа эндосперма: многоядерный и одноядерный. Эволюционные изменения эндосперма орхидных происходили и, по-видимому, происходят в направлении его постепенной редукции, осуществляемой посредством последовательной утраты конечных стадий развития (модус терминальной аббревиации) (см. рисунок). Редукция эндосперма орхидных в общем находится в прямой зависимости от степени редукции зародыша и в обратной — от степени развития суспензорного аппарата. В крайних случаях редукции весь эндосперм представлен первичным ядром с окружающей его плазмой (как например, у *H. linearifolia*). Поскольку развитие эндосперма далее не происходит и первичное ядро дегенерирует, как мы показали, не сразу после образования, но его развитие и дегенерация находятся в тесной зависимости от развития «тела» зародыша и его суспензора, — в этих крайних случаях эволюционной редукции будет, по-видимому, правильно идентифицировать для таких видов понятия первичного ядра эндосперма с окружающей его плазмой с понятием эндосперма в целом.

С другой стороны, участие в оплодотворении *N. nidus-avis* лишь одного полярного ядра указывает на возможность образования у орхидных диплоидного, а не триплоидного, как обычно, эндосперма. Вопрос о диплоидном эндосперме у орхидных, так же как и вопрос о формировании в их зародышевом мешке замещающих эндосперм структур, нуждается в дальнейшем исследовании.

ЛИТЕРАТУРА

Баранов П. А. (1915). Изучение развития зародышевого мешка *Spiranthes australis* Lindl. и *Serapias pseudocordigera* Moris. Изв. Имп. общ. естествоисп., М., нов. сер., 29. — Баранов П. А. (1917). Материалы по эмбриологии орхидных. Ж. Русск. бот. общ., 2. — Баранов П. А. (1924). Материалы по эмбриологии орхидных. II. *Herminium monorchis* R. Br. Ж. Русск. бот. общ., 9. — Магешвари П. (1954). Эмбриология покрытосеменных. — Модилевский Я. С. (1916). К эмбриологии и цитологии *Neottia nidus-avis* (L.) Rich. Протоколы засед. Киевск. общ. естествоисп. — Модилевский Я. С. (1918). К эмбриологии и цитологии *Neottia nidus-avis* (L.) Rich. Зап. Киевск. общ. естествоисп., 26. — Навашин С. Г. (1900). Об оплодотворении у сложноцветных и орхидных. Изв. Имп. Акад. наук, 13, 3. — Навашин С. Г. (1951). Об оплодотворении у сложноцветных и орхидных. Избр. тр. — Поддубная-Арнольди В. А. (1954). Ускоренные приемы эмбриологического исследования на фиксированном материале. Бюлл. Гл. бот. сада АН СССР, 18. — Поддубная-Арнольди В. А. (1959). Исследование эмбриональных процессов у некоторых орхидей на живом материале. Тр. Гл. бот. сада АН СССР, 6. — Под-

---

[1] Под замещающими эндосперм образованиями мы имеем в виду ядерные структуры центральной клетки зародышевого мешка орхидных после оплодотворения, образованные при участии ядра синергиды (Pace, 1907; Модилевский, 1916, 1918) или представленные полярно-антиподальным комплексом (Поддубная-Арнольди, 1964б; Савина, 1972б).

дубная-Арнольди В. А. (1964а). Сравнительно-эмбриологическое исследование представителей семейства орхидных. Бюлл. Гл. бот. сада, 54. — Поддубная-Арнольди В. А. (1964б). Общая эмбриология покрытосеменных растений. — Савина Г. И. (1965). Оплодотворение у *Cypripedium calceolus* L. Бот. ж., 49, 9. — Савина Г. И. (1965). Оплодотворение у орхидных (*Orchidaceae*). Диссерт. БИН, Л. — Савина Г. И. (1972а). Развитие зародышевого мешка у *Ophrys insectifera* L. Бот. ж., 57, 1. — Савина Г. И. (1972б). Процесс оплодотворения у *Ophrys insectifera* L. Бот. ж., 57, 3. — Сенянинова М. (1924). К эмбриологии орхидных. *Ophrys myodes* Jacq. Ж. Русск. бот. общ., 9. — Тахтаджян А. Л. (1966). Система и филогения цветковых растений. — Терехин Э. С. и О. П. Камелина. (1969). Эндосперм *Orchidaceae* (к вопросу о редукции). Бот. ж. 54, 5. — Худяк М. И. (1963). Эндосперм покрытосеменных растений. — Цингер Н. В. (1958). Семя, его развитие и физиологические свойства. — Afzelius K. (1916). Zur Embryosackentwicklung der Orchideen. Svensk. Bot. Tidskr., B., 10. — Afzelius K. (1928). Die Embryobildung bei *Nigritella nigra*. Svensk. Bot. Tidskr., 22. — Brown W. H. (1909). The embryo sac of *Habenaria*. Bot. Gaz., 48. — Brown W. H. a. L. W. Sharp. (1911). The embryo sac of *Epipactis*. Bot. Gaz., 52. — Carlson M. (1945). Megasporogenesis and development of embryo sac of *Cypripedium parviflorum*. Bot. Gaz., 107. — Coulter J. a. E. Chamberlain. (1912). Morphology of Angiosperms. — Francini E. (1931). Ricerche embriologiche e caryologiche sul genera *Cypripedium*. 2. Nuov. Giorn. Bot. Ital., 38, 3. — Hagerup O. (1944). On fertilisation, polyploidy and haploidy in *Orchis maculatus* L. Dansk. Bot. Arkiv., 11, 5. — Hagerup O. (1945). Facultative parthenogenesis and haploidy in *Epipactis latifolia*. Det. Kgl. Dansk. vid. selskab. Biol. Medd., 19, 11. — Hagerup O. (1947). The spontaneous formation of haploid, polyploid and aneuploid embryos in some orchids. Det. Kgl. Dansk. vid. selskab. Biol. Medd., 20, 9. — Hutchinson J. (1959). The families of flowering plants. 1. — Kusano S. (1915). Experimental studies on the embryonal development in an Angiosperm. J. Coll. Agr. Tokyo, 6. — Leavitt R. (1901). Notes on the embryology of some New England Orchids. Rhodora, 3. — Maheshwari P. a. S. Narayana. (1952). Embryological studies in *Spiranthes australis* Lindl. Trans. Linn. Soc., 53. — Netolitzky F. (1926). Die Anatomie der Angiospermen-Samen. Handb. Pflanzenanatomie. — Pace L. (1907). Fertilization in *Cypripedium*. Bot. Gaz., 44. — Prosina M. N. (1930). Über die von Cypripedium-Typus adweichende Embryosackentwicklung von *Cypripedium guttatum* Sw. Planta, 12. — Rutgers F. (1923). Embryo sac and embryo of *Moringa oleifera*. The female gametophyte of Angiosperms. Ann. Jard. Bot. Buitenzorg, 33. — Sharp L. (1912). The orchid embryo sac. Bot. Gaz., 54. — Schnarf K. (1927). Embryologie der Angiospermen. — Schnarf K. (1931). Vergleichende Embryologie der Angiospermen. — Swamy B. (1945). Embryo sac and fertilization in *Cypripedium spectabile*. Bot. Gaz., 107. — Swamy B. (1947). On the life history of *Vanilla planifolia*. Bot. Gaz., 108. — Swamy B. (1949). Embryological studies in the *Orchidaceae*. I. Gametophytes. II. Embryogeny. Amer. Midl. Nat., 41, 1. — Tohda H. (1968). Development of the embryo of *Bletilla striata*. Sci. Repts. Tohoku Univ., 4, 34. — Wirth K. a. C. L. Withner. (1959). Embryology and development in the *Orchidaceae*. In: «The Orchids».

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 7 V 1971).

SUMMARY

Using the example of the history of studying endosperm in *Neottia* and *Cypripedium* the authors show the inconsistency of the ideas of complete elimination of endosperm in *Orchidaceae* and its substitution by non-homological structures in the process of evolution. Absence of correlation between the degree of development of embryo sac and the degree of endosperm development has been stated. After investigating peculiarities of embryo and endosperm development in *Neottia nidus-avis* (L.) Rich. and *Habenaria linearifolia* Maxim. and distribution of these peculiarities among *Orchidaceae* the authors came to conclusion of existence of complicated correlations (coordinations) in the evolution of embryo and endosperm, the leading part being played by the peculiarities of embryo evolution.

УДК 581.817+581.821.2]582.73

Е. П. Жоголева

ЗАЛОЖЕНИЕ ФЕЛЛОГЕНА И ОБРАЗОВАНИЕ ПЕРИДЕРМЫ У *ONOBRYCHIS ECHIDNA* LIPSKY

С 2 рисунками и 5 таблицами рисунков

E. P. ZHOGOLEVA. THE INITIATION OF PHELLOGEN AND PERIDERM FORMATION IN *ONOBRYCHIS ECHIDNA* LIPSKY.

Изучено заложение феллогена и развитие пробковой ткани у проростков и взрослых растений *Onobrychis echidna* Lipsky.

Показано, что феллоген закладывается в 1-й год жизни растения. Заложение его в семядольном узле связано с отмиранием семядолей. Стимул, идущий от семядольного узла, вызывает заложение феллогена в вышерасположенном междоузлии побега. По мере нарастания побега центры перидермообразования перемещаются на более высокие уровни — в его узлы. На 2-й год развития растения в корне, гипокотиле и семядольном узле многослойная перидерма полностью дифференцируется, выходя на периферию органа, а первичная кора снаружи от перидермы разрушается.

Одновременно в более глубоких тканях закладывается 2-й слой феллогена. Сбрасывание наружного слоя перидермы осуществляется на следующий год после ее окончательного созревания, т. е. на 3-й год после заложения соответствующего слоя феллогена. С первым слоем перидермы (у молодого побега) обычно сбрасываются наружные слои первичной коры, а следующие слои изолируют часть флоэмы.

Заложение феллогена связано с образованием отделяющего слоя в мягких тканях на месте сочленения листового влагалища и стебля.

Несмотря на то что процесс развития вторичной покровной ткани — перидермы изучается давно (Mohl, 1836; Hanstein, 1853; Sanio, 1860, и др.). некоторые вопросы перидермообразования и сейчас остаются актуальными. Так, для сравнительной анатомии имеет значение место заложения феллогена в тканях и характер его деятельности, структура перидермы, продолжительность ее существования и т. п. Для понимания особенностей развития различных жизненных форм эти вопросы также представляют интерес, а некоторые исследователи придают закономерностям перидермообразования при характеристике жизненных форм первостепенное значение (Сенянинова-Корчагина, 1949).

Многие анатомы, начиная с Габерландта (Haberlandt, 1928), уделяли внимание вопросу о факторах, вызывающих заложение феллогена и развитие пробковой ткани. Долгое время господствовала точка зрения Габерландта. Он считал, что стимулом деления клеток, ведущего к образованию феллогена, является отмирание волосков и других эпидермальных клеток и связанное с этим выделение некрогормонов. Многие исследователи (Радкевич и Шубина, 1935; Козлова, 1949, 1953; Адамович, 1951; Лучинина и Козлова, 1970) подтвердили наличие корреляции между повреждением или отмиранием эпидермиса или других тканей и заложением феллогена. Однако Лайер (Lier, 1955) на *Pelargonium* не нашел такой корреляции, отметив, что волоски остаются живыми даже после начала деятельности феллогена, а отмирание эпидермиса является следствием суберинизации коркового слоя, отложенного феллогеном.

Некоторые из вышеперечисленных авторов (О. Н. Радкевич и Л. Н. Шубина, Н. А. Козлова и другие) связывают образование перидермы с опадением листьев. Описание процесса опадения листьев и образования перидермы под отделяющим слоем (Pfeiffer, 1928; Hill и др., 1936; Esau, 1965) наводит на мысль о том, что первичными очагами заложения феллогена действительно являются зоны отделения листьев при листопаде.

В огромном семействе бобовых перидермообразование изучено только у некоторых представителей. Это *Robinia pseudoacacia*, *Acacia raddiana*, *Gleditschia triacanthos* и еще немногие виды, изученные Эзау, Арзи и другими исследователями (Esau, 1965; Arzee и др., 1968, 1970). Эти авторы отмечают, что заложение феллогена у названных видов происходит в 1-й год жизни растения во втором и третьем слое коры и не указывают на связь перидермообразования с опадением листьев.

О. Н. Радкевич (1926, 1928), исследуя горные подушковидные растения, пришла к выводу, что у *Saxifraga albertii* и *Acanthophyllum pungens* отделяющего слоя в листе нет. Эти растения характеризуются тем, что лист у них не опадает, а в течение нескольких лет после отмирания сохраняется на стебле. Сохранение листа на стебле, по мнению Радкевич, связано с характером пробки.

У *Onobrychis echidna* Lipsky, образующего своеобразную жизненную форму — подушку, лист не опадает полностью: после опадения листочков рахис превращается в «колючку», удерживающуюся на побеге в течение нескольких лет. Изучая анатомию побега этого вида, мы поставили целью выяснить причину сохранения колючки на побеге в связи с процессами опадения листа и перидермообразованием. Этот вопрос обсуждается в данной статье.

Материал и методика

Материал был собран в 1967 г. в середине вегетационного периода (конец июля—начало августа) на Анзобском перевале Гиссарского хребта (высота 2700—3400 м над ур. м.). Материал фиксировался в смеси 70° спирта и 40% формалина (9 : 1). Затем материал промывался и пропитывался формалином по общепринятой методике. Препараты окрашивались способом Е. С. Аксенова (1967) и заключались в канадский бальзам.

Результаты исследования

В середине вегетационного периода (конец июля—начало августа) у проростков *O. echidna* начинает функционировать феллоген. К этому времени проросток развивает несколько тройчатых листьев; полного развития достигает 1-й простой лист. Семядоли отмирают, но удерживаются на стебле.

В корне феллоген закладывается во внутренних слоях коры (табл. I, *а*, см. вклейку в конце номера). Он откладывает наружу клетки феллемы, которые быстро увеличиваются в размерах, а их оболочки суберинизируются. Те слои коры, которые остаются снаружи от перидермы, сплющиваются и отмирают.

На протяжении всего корня и гипокотиля место заложения феллогена и характер его деятельности не изменяются. Феллоген закладывается во внутренних слоях первичной коры и откладывает слои феллемы наружу. Некоторые изменения в локализации феллогена наступают в самой верхней части гипокотиля — у основания семядольного узла. Непосредственно под узлом семядолей феллоген закладывается в виде сплошной полосы тангенциально делящихся клеток во внутренних слоях коровой паренхимы. Полоса формирующейся перидермы огибает проводящие пучки семядольных следов, так что между наружной границей твердого луба и феллогеном остается 2—3 слоя паренхимных клеток (табл. I, *б*).

На несколько более высоком уровне феллоген приближается к наружной границе проводящих пучков, а затем тангенциальные деления захватывают и слой паренхимы, окаймляющий проводящий пучок снаружи и примыкающий непосредственно к твердому лубу.

На еще более высоком уровне в семядольном узле клеточные делени распространяются также и на элементы флоэмы, непосредственно примыкающие к волокнистой части пучка (табл. I, *в*). На некотором протяжени узла твердый луб в проводящих пучках семядольных следов оказываетс заключенным в своеобразное влагалище из тангенциально делящихс клеток. Одновременно это влагалище смыкается с межпучковыми участкам феллогена. В процессе дальнейшего развития при опробковении оболоче клеток феллемы (как будет показано ниже) твердый луб в этих участка семядольного узла оказывается «замурованным» в пробковую ткань

На следующем уровне прекращаются деления паренхимных клето снаружи от твердого луба, и полоса феллогена проходит только по флоэмной части проводящих пучков семядолей. При этом феллоген постепенно перемещается во все более глубокие слои флоэмы, и в конце концо роль феллогена в пучках переходит к камбиальному слою. Затем делящийся феллоген пересекает ксилемную часть проводящего пучка, гд в деление, по-видимому, вовлекаются живые элементы ксилемы, а ещ выше — в верхней части семядольного узла — феллоген проходит п паренхимной «щели» семядольных следов, оставляя снаружи проводящи пучки, снабжающие семядоли (табл. I, *г*).

По выходе из семядольного узла в эпикотиль заложение феллоген локализуется в самых поверхностных слоях коры.

Описанное расположение феллогена по отношению к тканям проводящих пучков семядолей в семядольном узле может быть также прослежено на продольных срезах, на которых эти отношения выступают боле наглядно.

Изучение продольных срезов дает возможность вполне отчетливо проследить, что феллоген в семядольном узле возникает в непосредственно близости к поверхности разрыва тканей семядольной трубки и осево части побега, происходящего при отмирании семядолей. Об отделяюще слое здесь можно говорить до некоторой степени условно как о некоторо пограничном слое клеток между тканями семядольной трубки и ос побега, в котором происходит разрыв этих тканей в конце вегетационног периода. В пазухах семядолей и листьев эта граница видна довольн отчетливо в виде зоны мелких клеток, которые впоследствии разрастаются и теряют содержимое.

На продольном срезе семядольного узла (табл. II, см. вклейку в конц номера) видно, что проводящий пучок (один из пары коллатеральны пучков, составляющих срединную жилку семядолей — $М_с$) на сравнительно большом участке нижней зоны узла, выходя из центральног цилиндра, плавно отклоняется от вертикального направления. При это ксилемная часть проводящего пучка отделена от твердого луба зоно неодревесневших элементов флоэмы и камбия. В средней части узла тя ксилемных элементов очень резко, почти под прямым углом, поворачивает наружу — к семядоле. При усыхании семядолей происходит разры тканей, объединяющих семядольную трубку с осью побега, по отделяющему слою, начиная от пазухи семядолей по вертикальной плоскост вниз. При этом отделяющий слой сначала идет параллельно проводящем пучку, оставляя его снаружи. Затем он пересекает горизонтальное колен проводящего пучка, вызывая разрыв ксилемной части последнего на дв части (табл. II, *большая стрелка*), и вступает в широкую зону мягког луба, оставляя снаружи мощный тяж флоэмных волокон, который иде из гипокотиля в семядоли, почти не меняя направления в узле.

Феллоген, как можно видеть на тех же продольных срезах через семядольный узел (табл. II), закладывается в непосредственной близост к отделяющему слою. Он распространяется от пазухи семядолей на некоторое расстояние вверх — в эпикотиль, где закладывается в наружно зоне коры — в субэпидермальном или во втором ее слое, а также вниз — в семядольный узел, ниже которого он смыкается с феллогеном гипокотиля и корня.

В семядольном узле полоса феллогена проходит сначала по обширному паренхимному участку, составляющему общую зону оси побега и семядольной трубки. При этом проводящий пучок, снабжающий семядолю, остается целиком снаружи от феллогена. Затем полоса феллогена пересекает короткое горизонтальное колено, образуемое ксилемной частью пучка (по-видимому, здесь феллоген возникает за счет живых паренхимных элементов ксилемы), и на некотором протяжении идет по живым элементам флоэмы — параллельно ходу проводящего пучка, расщепляя его вдоль. Снаружи от феллогена здесь остается твердый луб, внутрь от него — ксилемная часть пучка. У основания узла феллоген, закладывающийся вначале в слоях флоэмы, ближайших к ксилемной части, передвигается вплотную к волокнистой части пучка, а затем, огибая тяж волокон флоэмы, переходит в кору, сливаясь с феллогеном гипокотиля и корня, закладывающимся во внутренних слоях коры.

Таким образом, в верхней части узла семядольные следы оказываются целиком отделенными от тканей оси побега развивающейся перидермой; в середине узла изолируется только их флоэмная часть, а в основании узла перидерма развивается снаружи от проводящих пучков, внедряющихся в центральный цилиндр и сохраняющих связь со стелой побега. При отмирании тканей семядолей и разрыве мягких тканей семядольной трубки на границе с осью побега полного опадения семядольной трубки не происходит благодаря тому, что мощный пучок волокон проводящих пучков семядолей сохраняет связь с осевой частью растений, и будучи весьма прочным, не обламывается, образуя основу колючки, длительно сохраняющейся на побеге.

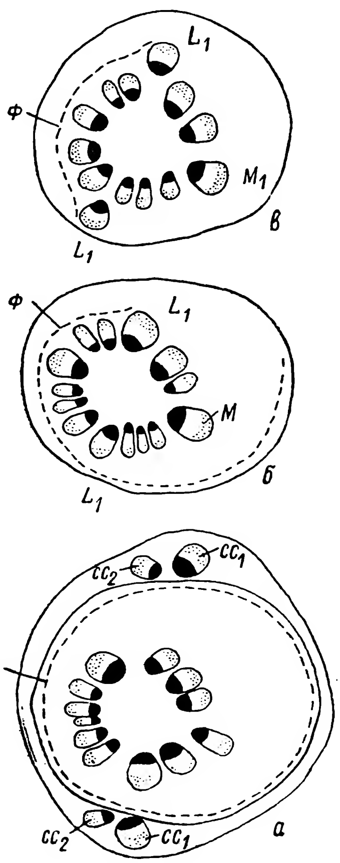


Рис. 1. Схема заложения феллогена на протяжении 1-го междоузлия — от семядольного узла (*а*) до узла 1-го листа (*в*).

Следовательно, место заложения феллогена в семядольном узле строго приурочено к тканям, по которым проходит отделяющий слой, объединяющим основание семядольной трубки и осевую часть семядольного узла. Такая закономерность в локализации феллогена определяется самой функцией перидермы как вторичной покровной ткани, защищающей от повреждения внутренние ткани побега при опадении отмирающих листовых органов.

Выше семядольного узла феллоген закладывается сразу на небольшом протяжении первого междоузлия. При этом расположение феллогена на поперечном сечении стебля претерпевает характерные изменения. В самой нижней части междоузлия, непосредственно над семядольным узлом, феллоген закладывается по всей окружности среза в поверхностных слоях коры (рис. 1). Затем, несколько выше, линия заложения феллогена прерывается на одной стороне побега и одновременно, с противоположной стороны среза, она приближается к границе центрального цилиндра. На еще более высоком уровне феллоген остается только на одной трети окружности среза — между боковыми пучками листового следа 1-го листа, т. е. как раз по линии сочленения со стеблем влагалища 1-го листа.

При изучении деятельности феллогена в листовых узлах можно отметить такую же взаимосвязь между заложением и началом активности феллогена и формированием отделяющего слоя, какую мы наблюдали при изучении семядольного узла.

На табл. III, *а* (см. вклейку в конце номера) показан фрагмент поперечного среза побега в узле 1-го листа. Как видно на фотографии, на линии сочленения листового влагалища и стебля сохраняется зона мелких делящихся косыми перегородками клеток. Это — зона отделяющего слоя. Позднее, в конце вегетационного периода, внутри от этой зоны закладывается феллоген (табл. III, *б*).

Таким образом, первичными очагами заложения феллогена следует, по-видимому, считать листовые пазухи узлов побега, от которых стимул к делению клеток распространяется вверх — в более молодые междоузлия и вниз — в узлы, где происходит разрыв тканей листовых влагалищ и осевой части побега по отделяющему слою.

Та же закономерность в заложении феллогена, которая наблюдается в 1-м узле проростка, повторяется также в каждом следующем узле годичного побега. В месте сочленения листа и стебля мы находим характерным образом разрастающиеся клетки отделяющего слоя и сразу же за ними в периферических тканях стебля — делящийся феллоген. Изучение серийных срезов показывает, что деления феллогена отсюда распространяются вниз по узлу, где он располагается по ходу отделяющего слоя и смыкается с теми слоями феллогена, которые начинают функционировать в нижележащем узле, а затем постепенно поднимаются вверх по междоузлию.

На зрелых побегах можно проследить изменение перидермообразования в узлах в связи с внедрением листовых следов, как это было сделано выше для семядольного узла.

В середине узла, где начинается внедрение проводящих пучков в стелу, полоса феллогена, как и в семядольном узле, пересекает сначала ксилемную часть проводящего пучка (табл. IV, см. вклейку в конце номера), ниже проходит по живым элементам флоэмы (табл. IV, *б*) и еще ниже, обогнув твердый луб, оказывается во внутренних, а затем в наружных слоях коровой паренхимы междоузлия (табл. VI, *в*).

Тяж лубяных волокон даже при многослойной перидерме сохраняет свою монолитность. Как уже указывалось выше, лубяные волокна на более молодых стадиях развития окружаются делящимися клетками феллогена (табл. IV, *в*). На более поздних стадиях они оказываются окруженными несколькими слоями клеток развитой перидермы. На определенном участке узла тяж лубяных волокон оказывается в кольце из клеток перидермы, сохраняющемся вплоть до полного внедрения проводящего пучка в центральный цилиндр.

В связи с сильным укорочением междоузлий узлы побега у *O. echidna* переходят один в другой без резких границ: вслед за обособлением одного листа сразу же происходит обособление другого. Поэтому в анатомическом строении побега трудно выделить зону, типичную для междоузлия: на поперечных срезах мы почти всегда находим проводящие пучки листовых следов в той или иной фазе внедрения в центральный цилиндр. Благодаря этому линия феллогена, которая идет по коре и пересекает проводящие пучки, является неровной. Только очень короткая зона стебля, измеряемая десятками микрон, может рассматриваться как междоузлие, характеризующееся более или менее полным внедрением всех проводящих пучков в центральный цилиндр и более выровненной линией феллогена, проходящей снаружи от проводящих пучков в первичной коре.

Многослойную перидерму из 5—6 слоев клеток, закончившую процесс дифференциации, можно обнаружить в гипокотиле двухлетнего растения *O. echidna*. Кольцо феллогена откладывает правильные ряды клеток только наружу. Между слоями пробковой ткани и группами волокон проводящих пучков семядольных следов по-прежнему остается 2—3 слоя паренхимных клеток (табл. V, *а*, см. вклейку в конце номера). Тако расположение тканей характерно для гипокотиля вплоть до основания семядольного узла.

В семядольном узле феллоген, заложение которого происходит в побегах 1-го года жизни растения, сохраняет такое же положение в тканях, а образовавшиеся благодаря его деятельности слои пробковой ткани изолируют не только коровую паренхиму, но и оказавшиеся снаружи от них участки проводящих тканей семядольных следов. При этом по мере отдаления проводящих пучков, снабжающих семядоли, от центрального цилиндра феллоген отсекает все большую их часть (как это было описано выше). У основания семядольного узла, на поперечных срезах, мы находим группы лубяных волокон, окруженные несколькими слоями клеток перидермы (табл. V, *б*).

У двухлетних побегов на уровне семядольного узла в конце вегетационного периода можно наблюдать также заложение 2-го слоя феллогена. В основании семядольного узла 2-й слой феллогена пересекает медианный проводящий пучок листового следа 1-го листа, проходя по флоэмной части пучка (табл. V, *б*). Линия 2-го слоя феллогена в узле неправильная. Она огибает изнутри проводящие пучки семядольных следов, сливаясь местами с феллогеном, заложившимся в семядольном узле в 1-й год. Смыкание 2-го слоя феллогена со слоем феллогена 1-го года осуществляется на стороне узла, противоположной медианной жилке 1-го листа.

Многослойная перидерма периодически, по мере заложения новых слоев ткани, сбрасывается.

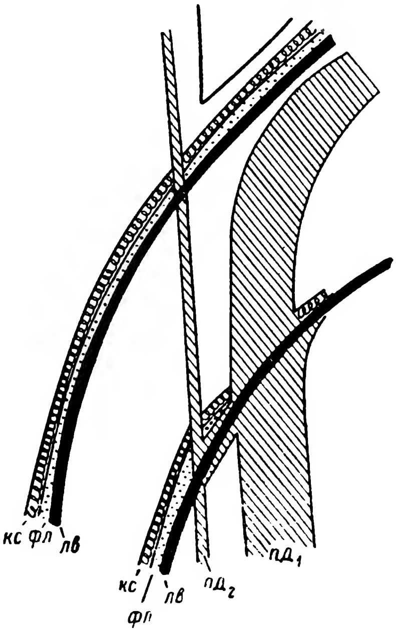


Рис. 2. Схема заложения феллогена 1-го и 2-го слоев в области семядольного узла и 1-го листа у двухгодичного побега.

На рис. 2 представлена схема взаимного расположения тканей проводящих пучков и перидермы в семядольном узле и узле 1-го листа (срез проходит через один из латеральных пучков листового следа) на 2-й год развития растения. На этой стадии развития в области семядольного узла мы наблюдаем снаружи хорошо развитую перидерму; несколько глубже проходит 2-й слой перидермы, состоящий из 2—3 слоев клеток, оболочки которых пропитаны суберином. На этом срезе мы видим, что тяж лубяных волокон сохраняет свою монолитность и в промежутке между слоями перидермы он заключен в трубку из пробковой ткани. Таким образом, оба слоя феллогена не вызывают разрыва твердого луба, который сохраняется на стебле.

Тяжи флоэмы и ксилемы в проводящем пучке разрываются сначала перидермой, развивающейся в 1-й год жизни, а во 2-м году оставшаяся в стебле часть тяжа ксилемы и мягкого луба разрывается следующим слоем феллогена.

Обсуждение

В результате ряда исследований установлено, что феллоген чаще всего закладывается в субэпидермальном слое клеток первичной коры. Он возникает в 1-й год жизни растения в тех узлах и междоузлиях, в которых прекращается первичный рост и происходит полная дифференциация тканей (Козлова, 1949; Шамбетов, 1958; Esau, 1965). В литературе были отмечены различные факторы, стимулирующие образование перидермы в стеблях растений. Хаури (Hauri, 1917) считает, что все подушковидные растения рано образуют перидерму на молодых стеблях и что это связано с условиями их произрастания.

Исследуя *Onobrychis echidna* — высокогорное подушковидное растение, мы также отметили, что феллоген начинает закладываться в побеге рано — в середине вегетационного периода. Эти данные позволяют присоединиться к выводам Хаури о связи динамики перидермообразования с экологическими условиями.

Отмеченная нами последовательность заложения феллогена в побеге *O. echidna* дает также возможность обсудить вопрос о том, какие причины способствуют заложению феллогена.

У проростков 1-го года жизни заложение феллогена отмечено прежде всего в семядольном узле и связано с отмиранием семядолей. Деления феллогена происходят под отмирающими клетками отделяющего слоя. *O. echidna* является листопадным растением, но опадение листьев у него неполное. После опадения листочков рахис листа сильно одревесневает, превращается в колючку и в течение нескольких лет сохраняется на стебле. Однако часть тканей листовых влагалищ подвергается разрушению и отрывается от тканей стебля в узле побега, как это имеет место при опадении листьев у всех листопадных форм растений. В связи с этим изменения в отделяющем слое и зарубцовывание места опадения листа в узле у *O. echidna* происходят несколько иначе, чем при типичном опадении листа, как оно описано, например, у Эзау (1965).

O. echidna свойственны многие из тех процессов, которые происходят при опадении листьев: образуется отделяющий слой, закладывается феллоген, часть его клеток опробковевает и входит, по-видимому, в состав защитной пробковой ткани, формирующейся в основном за счет деятельности феллогена. Проводящие пучки листового следа на некотором протяжении узла в его верхней части оказываются снаружи от феллогена и изолируются дифференцирующейся перидермой, отделяясь от стебля вместе с мягкими тканями основания рахиса. У основания узла отделяющий слой пересекает также проводящие пучки в зоне ксилемы и мягкого луба, но в твердом лубе, не сохраняющем элементов с неодревесневшими стенками, отделяющий слой не образуется и феллоген закладывается вокруг пучка волокон. Благодаря значительной прочности составляющих его элементов пучок волокон твердого луба не переламывается в узле, как это обычно имеет место при опадении листьев. Основание листового следа, внедрившееся в центральный цилиндр, связывает со стеблем обособленный рахис с засыхающими мягкими тканями и долго сохраняющимися одревесневшими элементами проводящих пучков.

На поперечных срезах многолетних стеблей у *O. echidna*, где перидерма представлена несколькими слоями правильно расположенных клеток с опробковевшими стенками, обычно встречаются группы лубяных волокон, заключенные в пробку. Это обусловлено описанными нами выше особенностями деятельности феллогена в узле: у основания узла пробковая ткань, изменяя постепенно место своего заложения, обходит кругом волокнистую часть пучка.

По-видимому, очень схожий процесс наблюдал Санио у *Casuarina* (Sanio, 1860). Это растение обладает мутовчато расположенными чешуевидными листьями. Листовой след однолакунный. Санио приводит рисунок узла такого листа и описывает момент, когда деления клеток феллогена рассекали проводящий пучок так, что внутри оставалась ксилемная часть, а снаружи — все остальные ткани пучка. Кроме того, он отметил, что вся ткань, которая располагается внутрь от хлорофиллоносной, основная паренхима листа, может служить для заложения феллогена.

Формирование многослойной перидермы заканчивается лишь на 2-й год развития побега. Это было замечено еще Н. А. Козловой (1949) у некоторых видов растений.

Выводы

1. У *Onobrychis echidna* заложение феллогена связано с образованием отделяющего слоя.

2. *O. echidna* является неполностью листопадным растением; опадают лишь листочки сложного листа и разрушаются мягкие ткани на границе листового влагалища и оси побега. Рахис в виде колючки сохраняется на стебле в течение нескольких лет. Сохранение прочной связи колючки со стеблем достигается благодаря тому, что отделяющий слой не разрывает тяж лубяных волокон; разрыв проводящего пучка рахиса у его основания происходит только в ксилеме и мягком лубе.

3. Семядольный узел можно рассматривать как первоначальный центр заложения феллогена, от которого деления инициальных клеток перидермы распространяются вниз — в гипокотиль, и вверх — к узлам первых листьев. По мере нарастания побега центры перидермообразования перемещаются на более высокие уровни в узлы побега. В гипокотиле и корне феллоген закладывается в глубоких слоях коровой паренхимы, непосредственно снаружи от эндодермы, изолируя таким образом всю первичную кору.

4. На 2-й год развития растения в корне, гипокотиле и семядольном узле многорядная перидерма полностью дифференцируется, выходя на периферию органа, а первичная кора разрушается.

5. Одновременно с окончательной дифференциацией перидермы, заложившейся в 1-й год жизни растения, в более глубоких тканях закладывается 2-й слой феллогена, откладывающего в этот год 2—3 слоя клеток флоэмы.

6. Сбрасывание наружного слоя перидермы происходит на следующий год после ее окончательного созревания, т. е. на 3-й год после образования соответствующего слоя феллогена. С первым слоем перидермы (у молодого побега) обычно сбрасывается наружная кора, а следующие слои изолируют часть флоэмы.

Выражаю глубокую благодарность М. Ф. Даниловой за руководство и личное участие в работе.

ЛИТЕРАТУРА

Адамович Э. И. (1951). О причинах образования корки на стволах деревьев. Бот. ж. 36, 9. — Аксенов Е. С. (1967). Новый метод окрашивания растительных тканей для приготовления постоянных анатомических препаратов. Вестн. высш. школы. Биол. науки, 11. — Козлова Н. А. (1949). Анатомо-экологическая характеристика полукустарников засушливых местообитаний Восточного нагорного Крыма. Канд. диссерт., Л. — Козлова Н. А. (1953). Анатомо-морфологическая характеристика полукустарников Восточного Крыма. Бот. ж., 38, 4. — Лучинина А. К. и Н. А. Козлова. (1970). Развитие и строение надземного побега солодок (*Glycyrrhiza glabra* L. и *Glycyrrhiza uralensis* Fisch.), Бот. ж., 55, 1. — Радкевич О. Н. (1926). Развитие склеренхимы в осевых органах среднеазиатских гелиофитов. Бюлл. САГУ, 14. — Радкевич О. Н. (1928). Соотношение мягких и твердых тканей у травянистых и полукустарниковых гелиофитов Средней Азии. Изв. Гл. бот. сада, 4. — Радкевич О. Н. и Л. Н. Шубина. (1935). Анатомические основы партикуляции растений полупустынь и пустынь Средней Азии. Тр. САГУ, сер. VIII— 6, Ботаника, 25. Результаты Бек-пак-Далинской экспедиции. — Сенянинова-Корчагина М. В. (1949). К вопросу о классификации жизненных форм. Уч. зап. ЛГУ, сер. географ. наук, 5. — Шамбетов С. Ш. (1958). Вторичные структурные изменения. Тр. молод. научн. работников АН Кирг. ССР. — Arzee T., N. Liphschitz a. Y. aisel. (1968). The origin and development of the phellogen in *Robinia*. New Phytol., 67, 1. — Arzee T., Y. Waisel, N. Liphschitz. (1970). Periderm development and phellogen activity in the shoots of *Acacia raddiana* Savi. New Phytol., 69, 2. — Esau K. (1965). Plant anatomy. — Haberlandt G. (1928). Zur Entwicklungsphysiologie des Periderms. Litz. Ber. Akad. Wiss. Phys.-Math. Kl., 317. — Hanstein J. (1853). Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Baumrinde. I, 6. — Hauri H. (1917). Anatomische Untersuchungen an Polsterpflanzen, nebst morphologischen und Ökologischen Notizen. Beihefte bot. Cblt., 33. — Hill I., L. Oberholts a. H. Popp. (1936). Botany. — Lier F. G. (1955). The origin and development of cork cambium cells in the stem of *Pelargonium hortorum*. Amer. J. Bot., 42, 10. — Mohl H. (1836). Untersuchungen über die Entwicklung des Korkes und der Borke auf der Rinde der baumartigen Dicotylen. — Pfeiffer H. (1928). Die pflanzlichen Trennungsgewebe. In: K. Linsbauer. Handbuch der Pflanzenanatomie, 5, 22. — Sanio C. (1860). Vergleichende Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung des Korker. Jahrb. f. Wiss. Bot., 2, 39.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград
и
Институт ботаники
Академии наук Тадж. ССР,
Душанбе.

(Получено 16 III 1972).

SUMMARY

The initiation of phellogen and periderm formation in seedlings and adult plants of *Onobrychis echidna* has been studied. Correspondence between the initiation of phellogen and the development of separation layer in cohesion zone of leaf sheath and stem is established. It is shown that phellogen initiates under the separation layer first in nodes of the shoot, where it stretches along the parenchyma of the leaf gap, parenchyma cells of xylem and phloem and cells of parenchyma sheath of vascular bundles. In the internode region phellogen initiates in cortex, outside the phloem fibers. This kind of phellogen initiation in nodes and internodes of the shoot promotes maintainance of durable connection between shoot and bundles of phloem fibers, acting in *O. echidna* as thorns.

УДК 581.14 : 581.44 : 582.542.1

Н. Г. Рытова

СВЯЗЬ МЕЖДУ ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬЮ ПРОРАСТАНИЯ ПОЧЕК И СТРОЕНИЕМ ПОБЕГОВ У *FESTUCA PRATENSIS* HUDS.

С 3 рисунками

N. G. RYTOVA. CONNECTION BETWEEN THE DURATION OF BUDS GERMINATION AND THE STRUCTURE OF SHOOTS IN *FESTUCA PRATENSIS* HUDS.

Предложенная автором методика позволила установить, что длина первого листа у интравагинальных побегов злаков зависит от продолжительности прорастания почки: чем дольше прорастает почка, тем короче первый лист развивающегося из нее побега, и наоборот. Рассмотрена постепенная редукция первых листьев побега в связи с задержкой прорастания почки. На этом основании сделан вывод, что в боковых почках дифференцировка первых листьев (и метамеров в целом) начинается при крайне медленном росте и это приводит к их редукции вплоть до образования переходных и чешуевидных листьев. Скорость роста, по-видимому, может измениться в любой момент дифференцировки первых метамеров. Поэтому число переходных листьев и их длина варьируют у разных побегов даже в пределах одного растения. В онтогенезе любого побега прежде всего возникает возможность интравагинального развития, и только замедленное прорастание почки приводит к частичной или полной дифференцировке в ней первых метамеров и к формированию экстравагинальных побегов.

У овсяницы луговой *Festuca pratensis* Huds., многолетнего рыхлокустового злака, на одном растении можно встретить вегетативные побеги разного строения — от ортотропных интравагинальных с длинным пленчатым предлистом и нормально развитыми зелеными листьями до побегов экстравагинальных, у которых розетке зеленых листьев предшествуют короткий предлист и несколько чешуевидных и переходных листьев. Первоначальное направление роста таких побегов более или менее плагиотропное, из-за чего они дугообразно изогнуты в основании. Между этими крайними типами побегов существуют промежуточные формы, у которых в меньшей степени выражены экстравагинальные черты строения: чешуевидных листьев может быть не 2, а 1 или они вовсе отсутствуют, а сразу развиваются 1—2 переходных листа. Последние сильно варьируют по длине и развитию листовой пластинки.

Появление на одном растении побегов разного строения, по-видимому, связано с особенностями онтогенеза каждого побега и растения в целом в конкретных условиях среды. Так, при выращивании овсяницы луговой из семян в благоприятных условиях роста и при свободном размещении особей кущение начинается очень рано. Первый боковой побег появляется в пазухе 1-го листа главного побега во время роста 4-го листа (Лебедев, Мельник, 1965; Рытова, 1969б). Первые боковые побеги растут интравагинально и несут нормально развитые зеленые листья. В тех случаях, когда всходы развиваются в сомкнутых травостоях лугов или в загущенных посевах типа газонов, первые боковые побеги появляются позже. По данным И. М. Ермаковой (1968), у проростков овсяницы в луговых ценозах Окской поймы боковых побегов может не быть даже при развертывании 7 листьев на главном побеге, и если первые боковые почки таких растений и прорастают, то они дают экстравагинальные побеги.

Эттер (Etter, 1951). подробно исследовавший рост и развитие *Poa pratensis* L., пришел к выводу, что каждая боковая почка может развиваться двояко. Она может прорастать быстро, пока кроющий лист материнского побега еще зеленый. В этом случае из нее развивается интравагинальный побег. Если же почка трогается в рост после некоторого периода покоя, из нее формируется экстравагинальный побег. Такая же зависимость строения (и направление роста) побега от времени прорастания почки наблюдается у *Poa longifolia* Trin. (Артамонова, 1963) и *Festuca rubra* L. (Рытова, 1969а). Приведенные выше данные о строении первых боковых побегов у овсяницы луговой в разных условиях роста. а также результаты наблюдений, опубликованные нами ранее (Рытова. 1969б), позволяют считать, что и у этого вида строение побегов зависит от времени прорастания почек.

У рыхлокустовых злаков типа овсяницы луговой различия между экстра- и интравагинальными побегами сводятся, по существу, к различиям в строении 2—3 первых базальных метамеров. Экстравагинальные побеги появляются из почек, переживших период покоя; поэтому возникает вопрос — какие изменения претерпевают первые метамеры в покоящихся почках и как зависят эти изменения от продолжительности периода их покоя?

На второй вопрос ответить оказалось сравнительно легко, так как методика, разработанная нами для изучения морфогенеза злаков, позволяет точно учитывать продолжительность формирования листьев и боковых почек как в календарной, так и в биологической шкале времени (Рытова, 1970). Первый вопрос может быть удовлетворительно решен, по-видимому, только при изучении особенностей деления и роста клеток листового зачатка в почке, как это было сделано В. Б. Ивановым (1971) для меристемы корня.

Работа проведена нами в 1970 г. в опытном хозяйстве Главного ботанического сада Академии наук СССР под Москвой. Семена овсяницы луговой были посеяны 6 VI при разном размещении растений на делянках (в см): 20×20, 10×10, 8×8, 6×6. Площадь делянки составляла 1 м^2. После появления всходов на каждой делянке было отмечено 5 растений (всего 20). За их ростом и развитием велись наблюдения весь вегетационный период. В нашу методику наблюдений за ростом и развитием растений (Рытова, 1970) были внесены дополнения, которые заключались в следующем. Кроме измерения растущих листьев на главном побеге и составления графиков их роста, на этих же графиках отмечалось появление боковых побегов 2-го порядка. После развертывания нескольких листьев на боковых побегах измерялась длина пластинки и влагалища каждого листа. Кроме того, было изменено обозначение боковых побегов. Согласно метамерной концепции строения побега злаков боковая почка морфогенетически связана с вышележащим, а не кроющим листом материнского побега. Поэтому боковые побеги соответствующего порядка в данной работе обозначены по ярусу прилегающего сверху листа материнского побега, а не кроющего, как это обычно принято. Так, боковой побег, находящийся в пазухе 1-го листа главного побега, мы обозначаем не как II^1, а как II^2, подчеркивая тем самым морфогенетическую связь этого побега со вторым метамером главного побега. При таком обозначении отпадает необходимость вводить дополнительные значки для побегов в пазухе предлиста или колеоптиле. Они с полным правом обозначаются как II^1 или III$^{2-1}$.[1] Первая цифра в индексе III$^{2-1}$ обозначает ярус побега II порядка, на котором появился данный побег III порядка; иначе говоря, материнским побегом для побега III$^{2-1}$ является побег II^2. Вторая цифра указывает на положение побега III порядка на материнском: побег III$^{2-1}$ появился из почки 1-го метамера побега II^2 и находится в пазухе его предлиста (рис. 1). Изменение в обозначении побегов упростило анализ графиков роста (рис. 2).

---

[1] В наших работах, опубликованных до 1971 г., принято старое обозначение побегов по ярусу кроющего листа.

В прежних исследованиях нами было установлено, что в благоприятных условиях созревание боковой почки и начало ее интенсивного роста [1] совпадают с завершением роста листовой пластинки вышележащего листа, т. е. листа того же метамера (Рытова, 1967). Следовательно, можно считать, что дата прекращения роста пластинки листа одновременно является и датой начала прорастания боковой почки метамера. На графике (рис. 2) момент прекращения роста листовой пластинки можно точно определить сразу после окончания роста всего листа, включая и влагалище. Для этого надо измерить длину листовой пластинки и отметить соответствующую точку на кривой роста листа. Перпендикуляр, опущенный из этой точки на календарную шкалу, указывает день окончания роста пластинки листа. Этот технический прием позволяет точно определить дату окончания роста пластинки листа. Напомним, что пластинка листа заканчивает рост, когда ее основание еще находится в трубке побега, и поэтому непосредственно этот момент наблюдать нельзя. По этой же причине нельзя наблюдать и начало роста бокового побега.

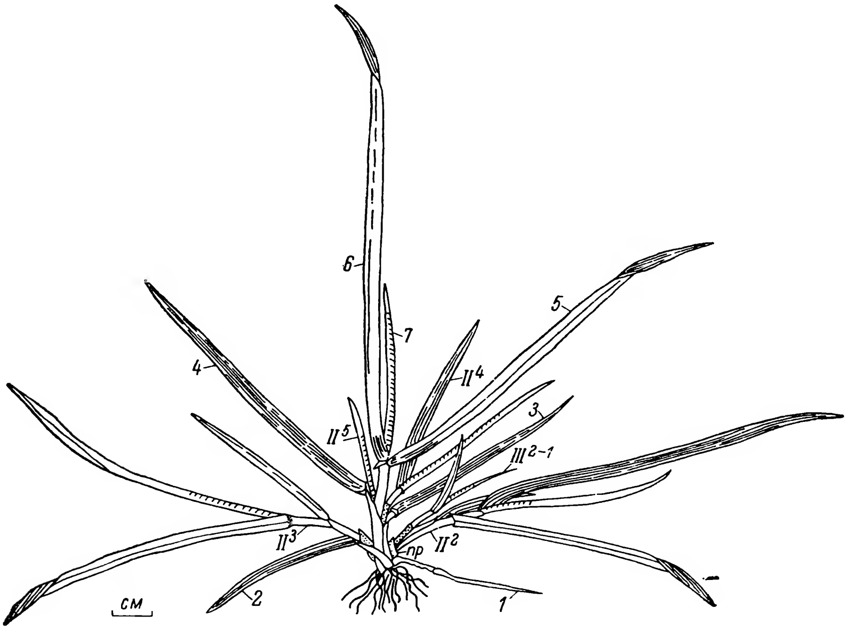


Рис. 1. Кущение *Festuca pratensis* в разреженном посеве.

1—7 — листья последовательных ярусов на главном побеге растения; *пр* — предлист; II^2—II^5 — побеги 2-го порядка; III^{2-1} — побег 3-го порядка в пазухе предлиста побега II^2.

Со дня окончания роста листовой пластинки боковую почку метамера можно считать зрелой, способной к интенсивному росту. И действительно, в благоприятных условиях и при свободном размещении растений через несколько дней (обычно 2—4) появляется ожидаемый побег.

Продолжительностью прорастания боковой почки мы считаем отрезок времени (рис. 2) от окончания роста листовой пластинки соответствующего метамера материнского побега до появления верхушки 1-го листа бокового побега этого же метамера. В некоторых случаях прорастание почки задерживается, и тогда период «прорастания» включает в себя и так называемый период «покоя», который, по существу, является периодом скрытого, внутрипочечного формирования побега.

В настоящем сообщении приведены данные о продолжительности прорастания боковых почек II порядка и длине листьев у развивающихся из них побегов. Значительные различия в продолжительности прорастания почек одного и того же яруса у разных растений не позволили математически обработать имеющийся материал; в таблицах приведены данные для отдельных растений.

---

[1] По-видимому, момент созревания боковой почки как-то связан с окончанием апикального роста ее 1-го листового зачатка.

По нашим наблюдениям, замедленное прорастание боковых почек связано с длительным ростом листьев на материнском побеге. В травостоях это вызвано затенением оснований побегов и может проявляться в разные периоды жизни растений (Ермакова, 1968; Рытова, 1969б). При свободном размещении у значительной части растений в онтогенезе главного побега увеличиваются размеры и продолжительность роста последовательных листьев. Одновременно наблюдается задержка в появлении боковых побегов (рис. 2), происходит как бы самоограничение кущения. Такие растения колосятся в год посева (или только формируют соцветия).

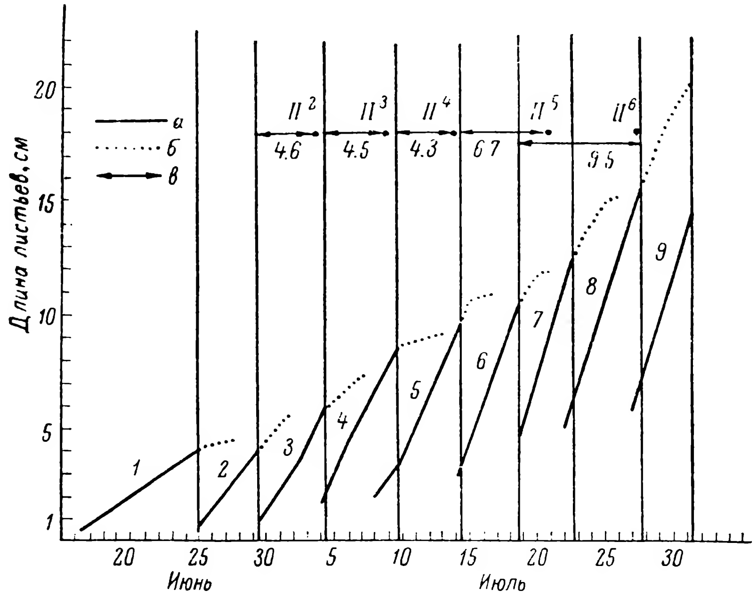


Рис. 2. Рост листьев на главном побеге у *Festuca pratensis* и время появления боковых побегов 2-го порядка.

Вертикальные линии отделяют друг от друга последовательные филлохроны главного побега; *1, 2, 3. . .* — листья на главном побеге; *а* — рост пластинки, *б* — рост влагалища листа, *в* — продолжительность прорастания почки; *II²—II⁶* — побеги 2-го порядка.

Данные табл. 1 показывают, что у позже появившихся побегов листья одного и того же яруса становятся длиннее. Так, 3-й лист побега II² — 10 см длины, побега II³ — 11.5 см, а побега II⁵ — 15.8 см длины. Так же постепенно увеличивается длина листьев 2, 4 и 5-го ярусов. Казалось бы, что и длина 1-го листа (пластинки и влагалища) у позднее появившихся побегов также должна постепенно возрастать. Но как видно из данных, представленных в табл. 1, длина 1-го листа весьма изменчива.

Сопоставление общей длины 1-го листа и особенно длины листовой пластинки с продолжительностью прорастания почки позволяет говорить о вполне определенных связях: чем больше дней проходит с момента созревания боковой почки до появления 1-го листа развивающегося из нее побега, тем короче этот лист.

Этот вывод подтверждается также данными табл. 2. У первого растения побег II² появился через 2 суток после созревания почки. Общая длина его 1-го листа 5.6 см, длина пластинки 5.1 см. Побег II³ также появился быстро, через 2.5 суток, и длина его 1-го листа увеличилась до 6.2 см, а пластинки до 5.4 см. Прорастание побега II⁴ задержалось, составив 3.8 суток; это сразу же отразилось на длине 1-го листа и особенно листовой пластинки: они равны соответственно 5.9 и 4.8 см. Побег II⁶

ТАБЛИЦА 1

Соотношение между продолжительностью прорастания почек и длиной листьев (в см) у интравагинальных побегов II порядка у *Festuca pratensis*

Побеги разных ярусов	Продолжительность прорастания почки в сутках	Листья					
		1-й	2-й	3-й	4-й	5-й	6-й
II^2	4.6	3.9[2] 4.6[1]	5.9 7.0	8.4 10.0	10.2 12.8	13.9 17.4	15.2 20.7
II^3	4.5	4.1 5.0	7.0 8.6	9.3 11.5	12.9 16.0	15.4 20.0	—
II^4	4.3	3.6 4.7	7.7 9.8	12.0 14.3	14.0 17.8	—	—
II^5	6.7	3.1 4.8	9.1 11.1	12.5 15.8	—	—	—
II^6	9.5	1.0 2.8	6.8 9.2	—	—	—	—

появился только через 6.4 суток после созревания почки, и длина пластинки 1-го листа сократилась до 2 см, а общая длина до 4.7; 1-й лист побега II^6 оказался короче 1-го листа побега II^2. Побег II^7 появился через 5.8 суток после созревания почки и на 0.6 суток быстрее побега II^6. Даже при таком незначительном ускорении прорастания почки пластинка 1-го листа этого побега удлинилась в 1.5 раза по сравнению с 1-м листом побега II^6. У других растений длина 1-го листа и особенно листовой пластинки также находится в четкой обратной зависимости от продолжительности прорастания побега. Только у побега II^{10} (растения 2 и 4) и побега II^8 (растение 3) длина 1-го листа увеличилась, несмотря на значительную задержку прорастания почки. Это можно объяснить общим увеличением скорости роста растений в связи с колошением главного побега.

ТАБЛИЦА 2

Зависимость длины 1-го листа боковых побегов от продолжительности прорастания почек у *Festuca pratensis*

Побеги разных ярусов	Растения											
	1-е			2-е			3-е			4-е		
	продолжительность прорастания почки в сутках	длина первого листа, см		продолжительность прорастания почки в сутках	длина 1-го листа, см		Продолжительность прорастания почки в сутках	длина 1-го листа, см		продолжительность прорастания почки в сутках	длина 1-го листа, см	
		пластинки	общая		пластинки	общая		пластинки	общая		пластинки	общая
II^2	2.0	5.1	5.6	5.3	4.6	5.6	5.2	3.3	3.7	3.4	5.4	6.1
II^3	2.5	5.4	6.2	4.0	4.4	5.6	3.7	3.6	4.6	2.2	7.1	8.2
II^4	3.8	4.8	5.9	4.8	4.2	5.6	Поврежден			5.0	6.3	7.8
II^5	Поврежден			6.3	2.9	4.6	5.7	3.5	5.3	4.5	6.2	8.4
II^6	6.4	2.0	4.7	9.2	2.0	4.0	9.2	2.9	4.7	4.5	7.0	9.5
II^7	5.8	3.1	5.9	11.5	1.1	3.4	8.5	0.8	3.6	7.5	6.5	9.8
II^8	—	—	—	15.0	0.5	3.2	10.5	1.2	5.0	7.3	8.4	12.0
II^9	—	—	—	11.5	2.0	4.5	—	—	—	8.5	7.5	11.6
II^{10}	—	—	—	13.0	5.0	10.2	—	—	—	14.0	8.5	14.3

---

[1] Здесь и далее общая длина листа.

[2] Длина листовой пластинки.

Варьирование размеров 1-го листа у интравагинальных побегов в зависимости от длительности прорастания почек, из которых они развиваются, свидетельствует о том, что дифференцировка 1-го листа начинается уже в почке при крайне медленном росте, а также о том, что скорость роста может увеличиться в любой момент дифференцировки.

В приведенных примерах задержка прорастания побегов II порядка весьма незначительна. Эта задержка влияет в основном на длину пластинки 1-го листа, и только при увеличении длительности прорастания до 9.5 суток (табл. 1 побег II^6) несколько уменьшается также пластинка 2-го листа.

Прежде чем рассматривать влияние более продолжительного прорастания боковых почек на структуру побегов необходимо остановиться на некоторых общих положениях, касающихся роста метамеров у злаков.

Известно, что каждый элемент метамера побега злака, т. е. пластинка и влагалище листа, междоузлие и боковая почка, потенциально способны к длительному интеркалярному росту. Известно также, что метамеры возникают на конусе нарастания, формируются в почке и интенсивно растут в строго определенной последовательности. Первой проходит весь цикл формирования в почке и начинает интенсивно расти листовая пластинка. Причем какое-то время пластинка 1-го листа растет под покровом предлиста (или колеоптиля) и совместно с ним. После почти полного завершения роста листовой пластинки начинается интенсивный вставочный рост ее влагалища. Влагалище растет всегда совместно с пластинкой следующего листа (Sharman, 1942; Etter, 1951; Эсау, 1969; Серебрякова, 1971).

В результате такого строго последовательного формирования метамера и сопряженного роста разных частей двух и более метамеров небольшая задержка в прорастании почки прежде всего влияет на длину пластинки 1-го листа (и, конечно, предлиста), что и было показано выше. При бо́льших задержках в прорастании побега не только пластинка 1-го листа, но и его влагалище начинают дифференцироваться в почке при минимальной скорости роста. Цикл дифференцировки влагалища совпадает во времени с циклом дифференцировки пластинки 2-го листа, и она также будет меньше своей «нормы». И в этом случае скорость роста может увеличиться в любой момент дифференцировки влагалища 1-го листа и пластинки 2-го; кроме того, скорость роста может быть разной. А, как известно, скорость роста (величина суточных приростов) и продолжительность дифференцировки при данной скорости роста определяют конечную длину и форму органов (Синнот, 1963 : 210), в данном случае — форму и длину первых листьев побега.

Как далеко может зайти дифференцировка первых метамеров в почке, видно на рис. 3. На рис. 3, *а* показан продольный срез боковой почки овсяницы луговой. Эта почка IV порядка созрела в начале сентября и всю осень находилась в состоянии «покоя». Длина почки со стороны, прилегающей к побегу, равна 2.7 мм, с наружной стороны — 3.3 мм. Первый метамер, по-видимому, почти весь цикл дифференцировки завершил в почке. Длина его листовой пластинки 0.41 мм; видны вполне развитый язычок (0.1 мм длины) и влагалище (1.28 мм). Междоузлие также сравнительно развито (0.35—0.42 мм). На рис. 3, *б* представлен срез другой боковой почки IV порядка этого же растения. Эта почка созрела позже и также осталась «покоящейся». Длина ее почти такая же, как и у первой — 2.4—3.7 мм, но строение несколько иное. Листовая пластинка 1-го листа у этой почки почти в 3 раза длиннее (1.18 мм). Судя по форме и длине язычка, дифференцировка листа еще не закончена. Междоузлие первого метамера неразвито, оно обозначилось лишь с наружной стороны (0.12 мм).

Таким образом, при длительном и медленном прорастании боковой почки, к которому принято относить также период ее созревания или «покоя», дифференцировка 1-го листа может полностью завершиться в почке. Длина пластинки такого листа составляет доли миллиметров.

Вероятно, столь слабо развитый лист не может тормозить рост своего междоузлия. На рис. 3, *а* видно, что междоузлие предлиста и 1-го листа составляет значительную часть почки (до 1/3 ее длины). Если интенсивный рост почки начнется до завершения цикла дифференцировки этих междоузлий, то они несколько удлинятся, вероятно, в основном с адаксиальной стороны и отодвинут прорастающую почку от оси материнского побега, направив ее более или менее горизонтально. Побег из такой почки вначале растет плагиотропно и несет несколько чешуевидных и переходных листьев при основании. Чем продолжительнее период «покоя», тем больше метамеров полностью или частично пройдут цикл дифференцировки в почке и образуют впоследствии характерные низовые листья.

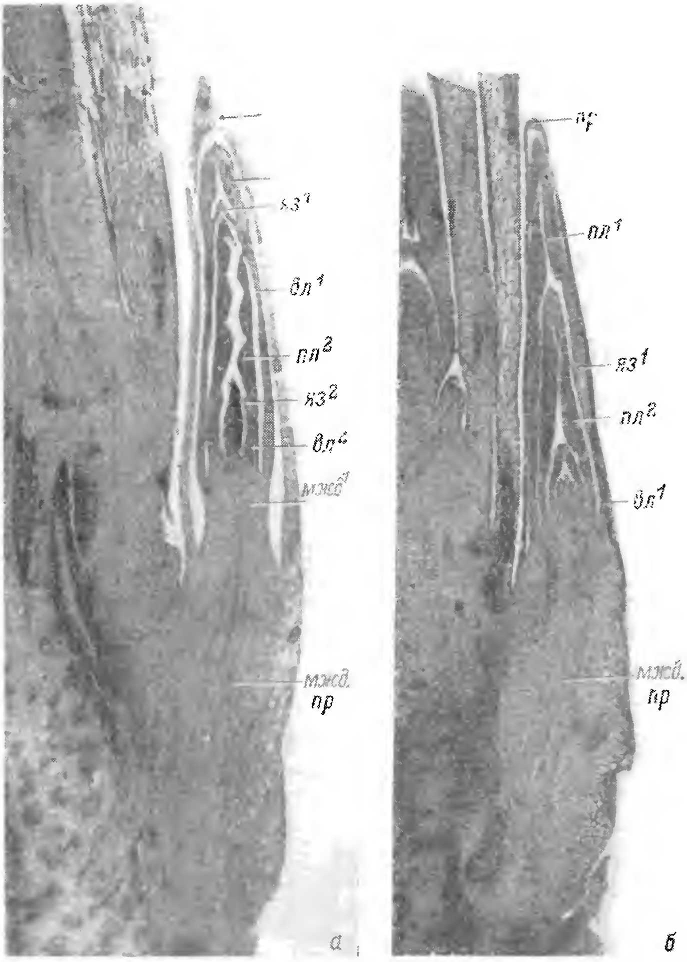


Рис. 3. «Покоящиеся» боковые почки *Festuca pratensis*.

а — более старая почка IV порядка (на побеге III^{2-5}); *б* — более молодая почка IV порядка (на побеге III^{2-6}); *пр* — предлист, *мжд пр* — междоузлие предлиста; элементы 1-го метамера: *пл*¹ — пластинка, *яз*¹ — язычок, *вл*¹ — влагалище, *мжд*¹ — междоузлие; элементы 2-го метамера: *пл*² — пластинка, *яз*² — язычок, *вл*² — влагалище.

У рыхлокустовых злаков полная дифференцировка в почке первых метамеров приводит к образованию побегов экстравагинальной структуры, но растущих интравагинально. У злаков корневищно-рыхлокустовых длительный период «покоя» и дифференцировка первых метамеров в почке способствуют росту корневища, но это явление требует особого исследования.

Рассмотренные данные позволяют сделать вывод, что в онтогенезе каждого листового зачатка овсяницы луговой первоначально возникает возможность формирования настоящего зеленого листа. Эта возможность осуществляется при интенсивном интеркалярном росте. Если листовой зачаток, завершивший апикальный рост, не имеет возможности расти интенсивно, то он отнюдь не «ждет» подходящих условий для роста, а дифференцируется и стареет при незначительной скорости роста. По-видимому, это связано с тем, что клетки могут находиться в составе меристемы только какое-то определенное время (Иванов, 1971).

Можно утверждать также, что у овсяницы луговой в онтогенезе любого побега прежде всего возникает возможность интравагинального развития. При осуществлении этого варианта развития побега боковая почка прорастает быстро, без значительной задержки и тем более без периода «покоя». В некоторых условиях в онтогенез потенциально интравагинального побега вклинивается период замедленного прорастания почки (или внутрипочечного формирования побега). Возникновение этого периода и его продолжительность зависят от весьма сложных корреляций роста, которые складываются в растении под влиянием как внешних, так и внутренних условий. Период «покоя» почки влечет за собой в дальнейшем экстравагинальное развитие и соответствующее строение побега.

ЛИТЕРАТУРА

Артамонова И. К. (1963). Некоторые особенности вегетативного возобновления *Poa longifolia* Trin. Научн. докл. высш. школы. Биол. науки, 3. — Ермакова И. М. (1968). О возрастных состояниях луговой овсяницы (*Festuca pratensis* Huds.). Научн. докл. высш. школы. Биол. науки, 7. — Иванов В. Б. (1971). Рост и размножение клеток в меристеме корня. Авторефер. докт. диссерт., Инст. физиол. раст., М. — Лебедев П. В., Н. С. Мельник. (1965). Морфогенез *Festuca pratensis* Huds. в зависимости от условий среды. Бот. ж., 50, 5. — Рытова Н. Г. (1967). Рост листьев, вегетативных побегов и формирование куста овсяницы *Festuca rubra* L. в год посева. Бот. ж., 52, 8. — Рытова Н. Г. (1969а). Морфогенез вегетативных органов и семенная продуктивность овсяницы красной *Festuca rubra* L. Автореф. канд. диссерт., БИН АН СССР, Л. — Рытова Н. Г. (1969б). О морфогенезе овсяницы *Festuca pratensis* Huds. в год посева. Бот. ж., 54, 5. — Рытова Н. Г. (1970). Об изучении морофогенеза злаков при помощи биологической шкалы времени. В сб.: Рефераты докл. на Всес. симпоз. по изучению морфолог. основ онтогенеза. — Серебрякова Т. И. (1971). Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. — Синнот Э. (1963). Морфогенез растений. — Эсау К. (1969). Анатомия растений. — Etter A. G. (1961). How Kentucky bluegrass grows. Ann. Missouri bot. garden, 38, 3. — Sharman B. C. (1942). Developmental anatomv of the shoot of *Zea mays* L. Ann. Bot. n. s., 6, 22.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 2 IV 1972).

SUMMARY

In lateral buds of grasses differentiation of first metamers begins with extremely slow growth rate and this leads to formation of cataphyll and transitional leaves of the shoot. The growth rate may change at any moment of differentiation, which results in variation of the lower leaves number and their length.

In the ontogenesis of any shoot the ability for intravaginal development appears at first, and it is the slowered germination of bud that leades to partial or complete differentiation of first metamers in it and to formation of extravaginal shoots.

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582 : 001.4 : 582.662

С. С. Иконников

О НАЗВАНИИ *CERATOIDES PAPPOSA* BOTSCH. ET IKONN.

S. S. IKONNIKOV. ON THE NAME *CERATOIDES PAPPOSA* BOTSCH. ET IKONN.

В журнале «Taxon» (v. 21, № 1, 1972 : 209) Д. Л. Ривил и Н. Х. Холмгрен (J. L. Reveal, N. H. Holmgren) опубликовали заметку, в которой предлагается в качестве приоритетного для европейско-азиатского терескена имя *Ceratoides latens* (J. F. Gmel.) Reveal et Holmgren, базирующееся на *Krascheninnikovia latens* J. F. Gmel. (1791, Syst. Nat., vol. 2, pars 1 : 274).

Просмотр первоисточника обнародования названия *Krascheninnikovia latens* J. F. Gmel. не позволяет нам согласиться с упомянутыми авторами, так как оно уже в момент обнародования было излишним, а следовательно, незаконным (nomen illegetimum superfluum).

Можно предположить, что И. Ф. Гмелин (J. F. Gmelin) либо заменил название *K. ceratoides* (L.) Gueldenst. на *K. latens* J. F. Gmel., что незаконно, либо считал *K. latens* J. F. Gmel. новым видом рода *Krascheninnikovia* Gueldenst., но не дал ему никакого описания (nomen nudum); поэтому данное название обнародовано недействительно. Приводимое здесь же им (J. F. Gmel., l. c.: 274) описание рода *Krascheninnikovia* Gueldenst. не может служить основанием для признания действительным обнародование видового эпитета *K. latens* J. F. Gmel. по 41 статье «Международного кодекса ботанической номенклатуры». Поэтому мы отвергаем это название и предлагаем использовать для европейско-азиатского вида терескена эпитет, опубликованный нами совместно с В. П. Бочанцевым в 1970 г. — *Ceratoides papposa* Botsch. et Ikonn.

Ceratoides papposa Botsch. et Ikonn. 1970, Новости сист. высш. раст. 6 : 267, errore *C. papposa* (Pers.) Botsch. et Ikonn. — *Ceratospermum papposum* Pers. 1807, Syn. Pl. 2 : 552, nom. illeg. superfl. — *Axyris ceratoides* L. 1753, Sp. Pl. : 979. — *Krascheninnikovia ceratoides* (L.) Gueldenst. 1772, Novi Comment. Acad. Sci. Petropol. 16 : 555. — *K. latens* J. F. Gmelin, 1791, in Linne, Syst. Nat. ed. 13, 2, 1 : 274, nom. illeg. superfl. — *Diotis ceratoides* (L.) Willd. 1803, Sp. Pl. 4 : 368. — *Eurotia ceratoides* (L.) C. A. Mey., 1833, in Ledeb., Fl. Alt. 4: 239. — *Ceratoides latens* (J. F. Gmelin) Reveal et Holmgren, 1972, Taxon, 21, 1 : 209.

В данной заметке исправляется неточность: название *Ceratoides papposa* Botsch. et Ikonn. является новым (nomen novum), а потому оно, согласно статьи 72 «Международного кодекса ботанической номенклатуры» (1959 г.), действительно обнародовано в 1970 г., однако для использования надо снять ссылку на Persoon (l. c.: 552), название которого *Ceratospermum papposus* Pers. в свое время было обнародовано как излишнее (nomen superfluum).

В заключение автор приносит искреннюю благодарность за консультации по номенклатурным вопросам С. К. Черепанову и И. А. Линчевскому.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 12 V 1972).

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.162.3 : 581.5 : 581.46 : 582.751.9 (470.40/.43)

Н. П. Старшова

К АНТЭКОЛОГИИ *PHELLODENDRON AMURENSE* RUPR. В СРЕДНЕМ ПОВОЛЖЬЕ

I. ЭКОЛОГИЯ ЦВЕТЕНИЯ

С 3 рисунками

N. P. STARSHOVA. TO THE ANTECOLOGY OF *PHELLODENDRON AMURENSE* RUPR. IN THE MIDDLE VOLGA. I. ECOLOGY OF FLOWERING

Экология цветения бархата амурского *Phellodendron amurense* Rupr. в условиях Среднего Поволжья по сравнению с природным ареалом характеризуется некоторыми особенностями, связанными с влиянием континентального климата: снижены температурные границы распускания цветков, пыление смещено на более ранние часы и более кратковременно; разным суточным амплитудам температуры и относительной влажности воздуха в разные дни соответствуют различные ритмы распускания мужских цветков. Черты экологии цветения, связанные с двудомностью, — эфемерность мужских цветков и большая продолжительность жизни женских; резко выраженный утренний ритм распускания мужских цветков и круглосуточное распускание женских.

Бархат амурский *Phellodendron amurense* Rupr. — двудомное растение из сем. *Rutaceae*. Родиной его является Дальний Восток, бассейны рек Амура и Уссури. Ареал реликтового типа.

Многообразие полезных свойств, которыми обладает этот вид, а также реликтовость и двудомность, делают его весьма интересным объектом исследований. Отмечаемая некоторыми авторами легкость, с которой бархат амурский скрещивается с другими видами бархата (Murbeck, 1912; Кудашева, 1959), создает возможности улучшения его путем селекции.

Одним из важных аспектов в изучении бархата амурского является экология его цветения и опыления. Эти вопросы имеют значение для интродукции, филогении, а также для селекционной практики. Сравнительно полно изучена антэкология бархата амурского в условиях его природного ареала (Строгий, 1928—1929; Бархат амурский, 1952; Кречетова, 1960; Нечаев, 1963, 1965; Нечаев и Пельменев, 1965а, б; Гирник, 1968). Что касается интродукции, то имеются лишь разрозненные сведения, относящиеся к разным географическим районам (Кауров, 1957; Кудашева, 1959; Tomescu, 1965; Корейша, 1970).

В 1969—1971 гг. нами изучалась экология цветения и опыления бархата амурского в одном из парков г. Ульяновска (возраст насаждений 10—12 лет). Программа исследований включала следующие вопросы: ритм и продолжительность жизни отдельного цветка, суточный ход распускания цветков, сезонная динамика цветения, видовой и количественный состав насекомых, посещающих цветки бархата амурского, динамика суточного лёта насекомых и некоторые особенности опылительной деятельности медоносных пчел. Результаты исследований мы попытались связать с влиянием на антэкологию двудомности и условий интродукции. Данная статья посвящается анализу экологии цветения.

В пределах естественного ареала бархата амурского климат носит муссонный характер. Средняя температура января колеблется от —31° на севере до —20° на юге ареала, а средняя температура июля соответственно от 15.4° до 21°. Годовое количество осадков варьирует от 500 до 850 мм (Справочник по климату СССР, 1966). Климат Ульяновской области формируется под влиянием континентального полярного воздуха. Средняя температура самого холодного и самого теплого месяцев составляет соответственно —13.3° и 19.8°, а годовое количество осадков колеблется от 400 до 450 мм (Агроклиматические ресурсы Ульяновской области, 1968).

Июнь и июль, в пределах которых колеблются сроки цветения бархата амурского, характеризуются в Ульяновске более высокой среднесуточной амплитудой температуры воздуха, чем на его родине (12.8 и 11.8° в Ульяновске; 9.6 и 8.5° в Хабаровске), более низкой относительной влажностью (60 и 66% в Ульяновске; 72 и 78% в Хабаровске), а также меньшим количеством осадков (47 и 56 мм в Ульяновске; 80 и 115 мм в Хабаровске). Некоторые метеорологические данные, соответствующие периоду цветения бархата амурского в г. Ульяновске в 1969—1971 гг., представлены в табл. 1. Среднесуточная температура воздуха в период цветения в 1969 и 1970 гг. была на 2—4° ниже нормы, а в 1971 г. соответствовала нормальной для июня.

ТАБЛИЦА 1

Метеорологические условия в период цветения бархата амурского в г. Ульяновске

Годы наблюдений	Период цветения	Температура воздуха (°C)					Среднесуточная относительная влажность воздуха (%)	Количество осадков за период цветения (мм)
		среднесуточная	среднедневная	среднесуточная амплитуда	абсолютный максимум	абсолютный минимум		
1969	15 VI—3 VII	13.6	14.8	11.5	24.4	2.2	67	49.8
1970	5 VI—22 VI	16.0	17.0	12.7	30.0	1.5	60	28.7
1971	11 VI—20 VI	17.9	18.6	10.4	29.4	8.0	74	15.5

Ритм и продолжительность жизни отдельного цветка

Ежегодно отмечалось 5—10 соцветий на 5 деревьях каждого пола. Соцветия изображались схематически на специальных бланках, цветки на схемах нумеровались. На этих же бланках отмечалось время перехода из одной фазы в другую. Наблюдения велись с интервалом в 1 час для мужских и в 2 часа для женских цветков. Одновременно регистрировались температура и относительная влажность воздуха на уровне соцветий (1.6 м от земли).

Венчики цветков бархата амурского не обладают активным движением при распускании, что отмечается и другими авторами (Кречетова, 1960; Нечаев, 1965). Лепестки раздвигаются под давлением растущих тычиночных нитей и столбиков.

Внешние изменения околоцветника происходят очень медленно. Мы различаем следующие фазы.

Мужские цветки: 1) вскрытый бутон; 2) начало распускания; 3) полное распускание; 4) пыление и 5) отцветание. Продолжительность жизни мужского цветка определялась промежутком времени от начала вскрывания бутона до конца пыления и высыхания пыльников. 1—3 фазы показаны на рис. 1.

Женские цветки: 1) начало распускания; 2) полное распускание и 3) отцветание. Продолжительность жизни женского цветка определялась от начала распускания по отцветания (высыхание и потемнение рыльца и лепестков). 1—2 фазы показаны на рис. 1.

1969 год был наименее благоприятным по метеорологическим условиям. Период цветения характеризовался низкой среднесуточной температурой воздуха и большой амплитудой ночных и дневных температур (табл. 1). В этих условиях методически удобно было определить границы метеорологических условий распускания цветков.

Н. В. Кречетова (1960) указывает для Хабаровска, что оптимальными условиями, при которых происходит раскрывание мужских бутонов, рост тычиночных нитей и растрескивание пыльников, являются температура воздуха 22—27° и его относительная влажность 44—58%. Температура воздуха 14° приводится как нижний порог для вскрывания мужских бутонов.

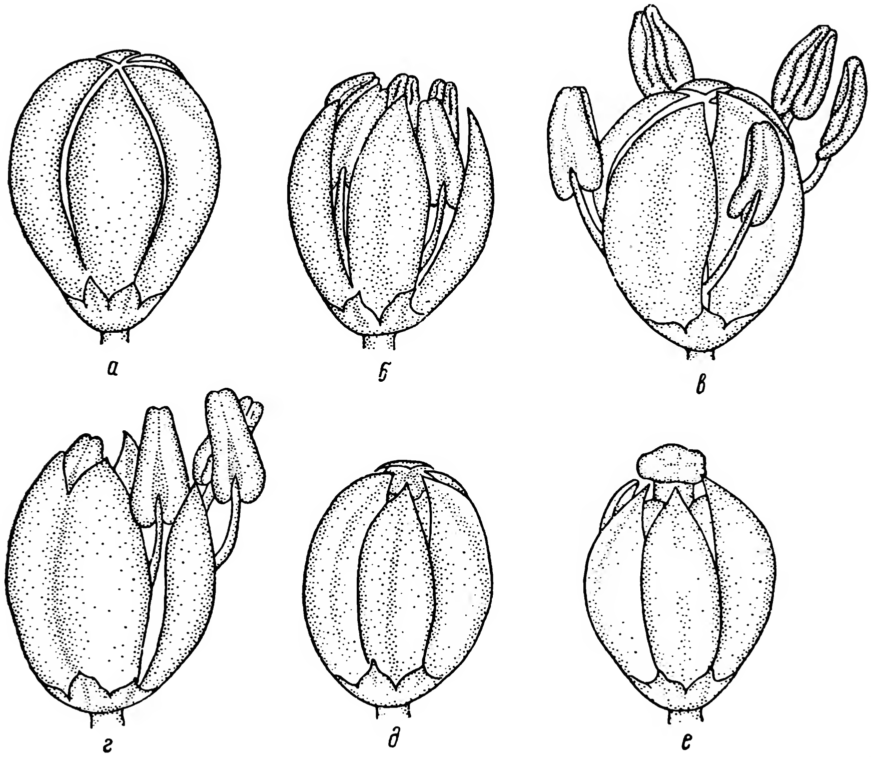


Рис. 1. Мужские и женские цветки *Phellodendron amurense* Rupr.

Мужские цветки: *а* — вскрытый бутон; *б* — начало распускания; *в* — полное распускание; *г* — аномальный цветок (два сросшихся лепестка). Женские цветки: *д* — начало распускания; *е* — полное распускание.

Полученные нами данные свидетельствуют о том, что нельзя характеризовать все фазы мужского цветка одинаковыми метеорологическими условиями. Переход из одной фазы в другую (нами сделаны вычисления для трех фаз) происходит в условиях повышающейся температуры и понижающейся относительной влажности воздуха (табл. 2).

Коэффициенты вариации показывают, что фазы распустившегося и пылящего цветка требуют более константной температуры, а фазы вскрытого бутона и пылящего цветка — более константной относительной влажности воздуха. В течение недели непрерывных наблюдений 80% бутонов вскрывалось при относительной влажности воздуха 61—90%, а 93% цветков пылило при 33—60%. Наиболее узкие интервалы температуры и относительной влажности воздуха характерны для пылящего цветка. Из наших наблюдений следует, что в условиях Среднего Поволжья

ТАБЛИЦА 2

Средние значения температуры и относительной влажности воздуха для разных фаз мужского цветка бархата амурского (19—25 VI 1969)

Фаза мужского цветка	n	Температура воздуха (°C)			Относительная влажность (%) воздуха		
		$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	$V\%$	lim_x	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	$V\%$	lim_x
Вскрытый бутон . .	128	15.6±0.2	14.7	10.0÷20.5	66.3±1.2	20.1	33.0÷90.0
Распустившийся цветок	120	18.8±0.2	9.6	12.5÷23.5	50.0±1.1	23.6	33.0÷89.0
Пылящий цветок . .	134	19.2±0.2	10.4	15.0÷23.5	46.4±0.8	20.9	33.0÷73.0
Для трех фаз .	382	17.9±0.1	14.5	10.0÷23.5	54.0±0.7	25.9	33.0÷90.0

Примечание. n — число наблюдений, $\bar{x}$ — среднее арифметическое, $S_{\bar{x}}$ — стандартная ошибка, $V\%$ — коэффициент вариации, lim_x — крайние границы вариации.

процесс распускания и пыления мужских цветков бархата амурского происходит нормально при температуре ниже оптимальной для Дальнего Востока. То же можно сказать и о нижнем пороге вскрывания бутонов.

По приуроченности отдельных фаз мужских цветков к определенному времени суток можно выделить два типа ритма. Их различие иллюстрируется в табл. 3. 20 VI 1969 под наблюдением находилось 68 цветков и 14—15 VI 1971—53 цветка. В большей степени утренний и вечерне-утренний ритмы отличаются по времени прохождения цветком первых фаз.

ТАБЛИЦА 3

Приуроченность фаз мужского цветка ко времени суток

Фазы цветка	Часы суток с максимальным количеством цветков в данной фазе	
	утренний ритм (20 VI 1969)	вечерне-утренний ритм (14—15 VI 1971)
Вскрытый бутон . .	6	21
Начало распускания	8	5
Полное распускание	10	8
Пыление	11	10
Отцветание . . .	16	15

Утренний ритм характерен для дней с низкой среднесуточной температурой воздуха, большой ее амплитудой и низкой относительной влажностью в дневные и вечерние часы. Такие метеорологические условия преобладали в 1969 г. (см. табл. 1), поэтому мужские цветки в этом сезоне цвели по утреннему типу. Общая продолжительность жизни цветка составляла при этом 9—10 часов.

В 1971 г. мужские цветки характеризовались в основном вечерне-утренним ритмом. Ему соответствовали более высокая среднесуточная температура воздуха, высокая температура и относительная влажность воздуха в вечерние и ночные часы. Продолжительность жизни отдельного цветка увеличивается при этом до 17—18 часов за счет сдвига вскрывания бутона на вечерние часы.

Период цветения бархата амурского в 1970 г. был весьма неустойчив по характеру погодных условий, в соответствии с этим изменялся и ритм мужского цветка.

Неблагоприятные метеорологические условия (дожди, высокая относительная влажность воздуха в дневные часы, понижение температуры ночью до 2—4°) нарушают нормальный ход цветения мужского цветка, а продолжительность его жизни увеличивается до 2—3 суток.

Табл. 4 дает представление о средних сроках вскрывания пыльников в пределах суток. Поскольку метеорологические условия 1970—1971 гг. были ближе к средним многолетним, чем в 1969 году, вскрывание пыльников в 10 часов утра следует считать более типичным для Среднего Поволжья. Весьма характерно появление первых вскрывшихся пыльников в 9 часов утра в течение всех трех лет наблюдений.

ТАБЛИЦА 4

Средние сроки вскрывания пыльников (часы суток) у мужских цветков бархата амурского

Годы наблюдений	Период наблюдений (в сутках)	n	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	$V\%$	$\lim_x$
1969	7	387	12.1±0.10	14.6	9÷18
1970	5	390	10.0±0.05	9.0	9÷16
1971	5	348	10.3±0.04	6.6	9÷12
За 3 года	17	1125	10.8±0.04	13.9	9÷18

Продолжительность пыления пыльников отдельного цветка составляет 3—6 часов и зависит от физических факторов (относительная влажность воздуха, ветер). Отпылившие цветки легко сдуваются ветром уже в послеобеденные часы, и опадение их заканчивается утром следующего дня.

Утренний и вечерне-утренний ритмы вскрывания мужских цветков бархата амурского имеют приспособительное значение. Вскрывание бутонов происходит в течение суток однократно (в 5—6 часов утра или в 20—21 часов). Отсутствие вновь раскрывающихся бутонов днем помогает избежать вредного действия сухости воздуха, а ночью — низкой температуры (утренний тип). Сдвиг начала вскрывания на вечерние часы при отсутствии низких ночных температур способствует более раннему и дружному пылению цветков в часы, когда температура воздуха еще не достигла дневного максимума (9—10 часов).

Сравнение с литературными данными для Хабаровского края (Кречетова, 1960) показывает, что в условиях Среднего Поволжья происходит сдвиг в распускании мужских цветков на более ранние утренние или даже вечерние часы. Пыление также наступает на 2—3 часа раньше и протекает быстрее. Продолжительность жизни мужского цветка в 2—3 дня, называемая в литературе как средняя (Кречетова, 1960; Нечаев и Пельменев, 1965б; Корейша, 1970), наблюдалась нами лишь при нарушении нормального хода цветения. При утреннем и вечерне-утреннем распускании в условиях Ульяновска она варьирует от 9—10 до 17—18 часов.

Значительные изменения в ритме распускания мужского цветка наблюдаются при морфологических отклонениях. Таковыми являются: срастание лепестков (рис. 1, *г*), несоответствие в числе тычинок и лепестков и нарушение вследствие этих причин чередования членов. Подсчеты аномальных цветков показали их устойчивый процент в течение двух лет: 33.6% в 1970 и 33.1% в 1971 г.

Нормальный цветок характеризуется одновременным выходом тычинок из бутона; у распустившегося цветка пыльники вскрываются все сразу. При распускании аномального цветка в большинстве случаев сначала выходят тычинки, чередующиеся с лепестками. Тычинки, противостоящие лепесткам или расположенные против сросшихся лепестков, выходят позднее или остаются в бутоне. В последнем случае вскрывание пыльников происходит внутри цветка.

Причиной такого цветения мужских цветков Н. В. Кречетова (1960) считает неравномерный рост тычиночных нитей. По нашим наблюдениям, эти цветки являются аномальными; неодновременные выход тычинок и вскрывание их пыльников происходят из-за механического сопротивления венчика в таких цветках.

Особенности цветения аномальных мужских цветков показаны в табл. 5. При более высокой среднесуточной температуре воздуха, как например в 1971 г., несколько увеличивается процент аномальных бутонов, у которых характер распускания не отличается от нормальных. У 83% аномальных цветков вскрывание пыльников одного цветка происходит одновременно, но 59.5% из них имеют пыльники, вскрывающиеся внутри цветка. Наличие аномальных мужских цветков несколько увеличивает общую продолжительность пыления мужских деревьев в течение суток.

ТАБЛИЦА 5

Особенности цветения аномальных мужских цветков бархата амурского

Фазы отдельного цветка и интенсивность их прохождения	Количество цветков (%) определенного типа по годам	
	1970	1971
Выход тычинок из цветка (распускание):		
одновременный	16.1	23.5
с интервалом в 1—3 часа . .	74.2	76.5
с интервалом в 24 часа . . .	9.7	0.0
Вскрывание пыльников:		
одновременное	45.1	83.0
с интервалом в 1—3 часа . .	46.8	17.0
с интервалом в 24 часа и более	8.1	0.0

Примечание. В 1970 г. под наблюдением было 60 и в 1971 г.— 57 аномальных цветков.

Изучение ритма женского цветка осложняется методическими причинами, в силу которых трудно визуально уловить изменение состояния цветка при частых наблюдениях. В литературе указывают разное состояние женского цветка, которое принимается за фазу полного распускания: полузакрытое лепестками рыльце (Нечаев, 1965); экспонирование рыльца над лепестками (Кудашева, 1959); красноватый оттенок зрелого рыльца (Tomescu, 1965).

Наши наблюдения показали, что в период полузакрытого лепестками рыльца столбик почти не развит, лопасти рыльца не развернуты, рыльце сухое. У Томеску, на наш взгляд, фаза полного распускания определена с опозданием. Красновато-коричневый оттенок рыльца появляется лишь у опыленных цветков. В неопыленных цветках долго сохраняется зеленоватый или слегка желтоватый оттенок влажного рыльца. Столбик сильно вытягивается, а сосочки рыльца разрастаются, увеличивая его поверхность. Поэтому мы за фазу полного распускания приняли открытое положение рыльца на уровне или чуть выше лепестков.

Раскрывание женского цветка в отличие от мужского происходит очень медленно (табл. 6). При более высокой температуре воздуха (1971 г.) увеличивается скорость распускания цветка и сокращается продолжительность восприимчивости рыльца.

Температурные границы распускания женских цветков оказались, по нашим наблюдениям, ниже, чем на Дальнем Востоке. По Кречетовой, температура воздуха 14° приостанавливала развитие цветков. По нашим наблюдениям, в 1969 г. при среднесуточной температуре воздуха 13.6° и среднедневной — 14.8° процент плодоцветения оказался равным 75.6. Даже в дни с температурой воздуха в 6 часов утра 10° отмечалось некоторое количество распустившихся за ночь женских цветков.

Кречетова (1960) рассматривает одновременность распускания мужских и женских цветков бархата амурского как одно из условий успешного опыления. Наши данные показывают, что об одновременном распускании мужских и женских цветков говорить нельзя из-за разной продолжительности их жизни и различия в ритмах распускания. Фактором, обеспечивающим успех опыления, будет в данном случае длительная жизнеспособ-

ТАБЛИЦА 6

Средняя продолжительность жизни одного женского цветка бархата амурского (в сутках)

Годы наблюдений	Период наблюдений (в сутках)	Число цветков	Продолжительность распускания цветка	Продолжительность восприимчивости рыльца	Общая продолжительность жизни цветка
1969	7	94	1.5	4.7	6.2
1970	5	154	1.1	2.7	3.8
1971	5	65	0.8	2.3	1.1
За 3 года	17	313	1.1	3.2	4.4

ность рыльца, компенсирующая несовпадение ритмов отдельных мужских и женских цветков.

В условиях, препятствующих опылению, жизнеспособность рыльца увеличивается. Мы изучали жизнеспособность рылец женских цветков бархата амурского путем изоляции цветков, распустившихся за один день, с последующим искусственным опылением их в разные сроки. Затем определялось количество завязавшихся плодов и полноценных семян (табл. 7). Для контроля приводятся результаты, полученные при свободном опылении. При опылении через 6 дней с момента распускания процент завязавшихся плодов и полноценных семян оказался гораздо выше по сравнению с опылением в день распускания. При опылении на 8-й день процент завязавшихся плодов незначительно снизился, а относительное количество полноценных семян снова увеличилось. Вполне вероятно, что продолжение этого эксперимента обнаружило бы еще более длительную жизнеспособность рыльца в условиях изоляции.

ТАБЛИЦА 7

Продолжительность сохранения жизнеспособности изолированных рылец бархата амурского (1971 г.)

Сроки опыления	Время с момента распускания	Опылено цветков	Завязалось плодов (%)	Полноценных семян в завязавшихся плодах (%)
15 VI	День распускания	59	61.0	82.3
18 VI	3 дня	50	64.0	83.0
21 VI	6 дней	52	82.6	87.4
23 VI	8 дней	51	80.4	89.6
Свободное опыление	—	136	78.6	83.7

Суточный ход распускания цветков

Сведения о суточном ходе распускания цветков у бархата амурского в литературе отсутствуют. Нами изучался этот процесс у мужских и женских цветков с целью выяснения: степени его устойчивости; метеорологических факторов, оказывающих на него регулирующее влияние; особенностей его в связи с двудомностью.

Количество модельных соцветий для особей каждого пола колебалось от 15 до 30 в разные годы наблюдений. У мужских растений нами регистрировалось ежечасно количество распустившихся цветков с растрескивающимися пыльниками, а у женских с интервалом в 2 часа — количество цветков с полностью экспонированными рыльцами. По данным трех лет наблюдений построено 15 графиков; наиболее типичные, т. е. повторяющиеся по характеру кривых, представлены на рис. 2. Суточный ход распускания женских цветков изучался только в течение двух лет.

Кривые суточного хода распускания мужских цветков характеризуются резко выраженным пиком, который чаще всего приходится на 10 часов утра (рис. 2, *А*, *В*, *Г*). При температуре воздуха 24° и относительной влажности 60% наблюдалось четко выраженное синхронное распускание всех мужских цветков (Рис. 2, *Г*). Неблагоприятные метеорологические условия (низкая температура и высокая относительная влажность воздуха, дожди) препятствуют дружному распусканию мужских цветков и вызывают смещение вершины кривой на более поздние часы (рис. 2, *Б*).

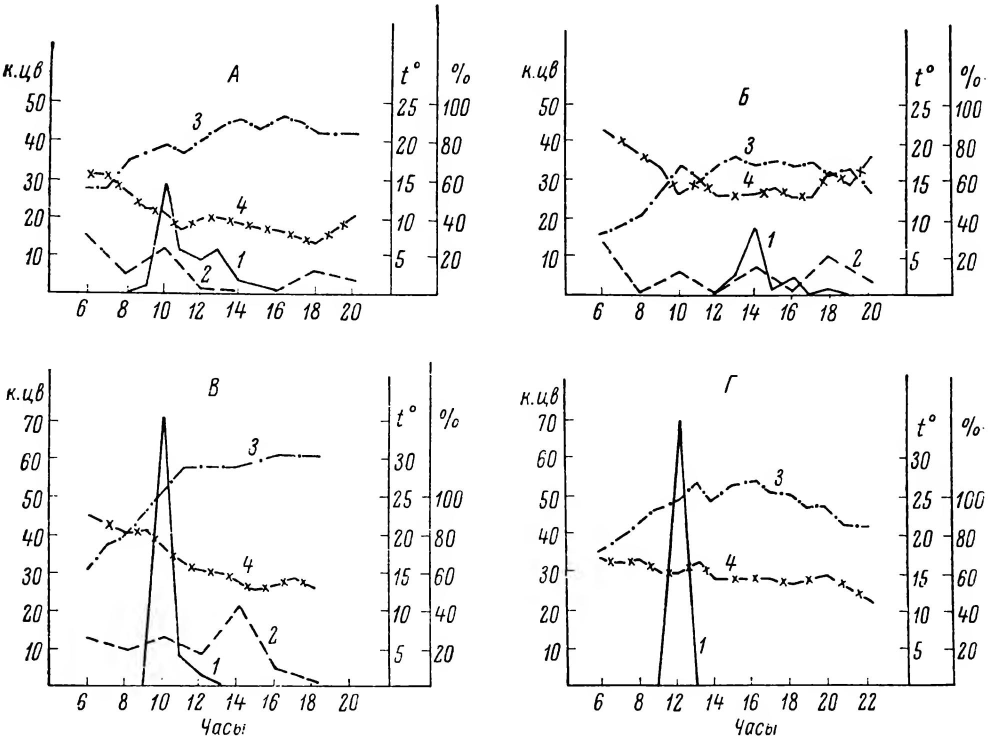


Рис. 2. Суточный ход распускания цветков *Phellodendron amurense* Rupr.

На оси абсцисс — время суток; *на оси ординат слева* — количество распустившихся цветков (*к. цв.*) *справа* — температура и относительная влажность воздуха.
Суточный ход распускания цветков: *А* — за 20 VI 1969; *Б* — за 23 VI 1969; *В* — за 13 VI 1970; *Г* — за 16 VI 1971. *1* — распускание мужских цветков; *2* — распускание женских цветков; *3* — температура воздуха; *4* — относительная влажность воздуха.

Максимум в распускании мужских цветков не совпадает ни с наибольшей температурой воздуха, ни с крайними значениями относительной влажности. Это подтверждает вывод В. Ф. Шамурина (1966) о том, что для растений с утренним типом распускания цветков имеют значение не максимальные температуры, а их пороговые величины. По-видимому, большее значение имеют смена дня и ночи и колебания относительной влажности воздуха.

Кривые суточного хода распускания женских цветков имеют совершенно иной характер. Нами ни разу не обнаружен резко выраженный пик кривой. Распускание женских цветков происходит круглосуточно. Начало кривых показывает количество женских цветков, раскрывшихся за ночные часы (рис. 2).

Поскольку по данным суточного хода распускания женских цветков оказалось трудно судить об его приуроченности к определенным часам, цифры первых двух лет наблюдений были суммированы в соответствии с условным разделением на утренне-дневной (с 6 до 18 часов) и вечерне-ночной (с 18 до 6 часов) периоды. В 1971 г. регистрация сразу велась по этим периодам. Оказалось, что распускание женских цветков довольно интенсивн происходит и в ночные часы (табл. 8), причем с возрастанием среднесуточных температур воздуха процент распустившихся ночью цветков увеличивается.

ТАБЛИЦА 8

Количество женских цветков бархата амурского, распускающихся в утренне-дневной и вечерне-ночной периоды

Годы наблюдений	Количество женских цветков по фазам распускания и периодам суток					
	начало распускания			полое распускание		
	утренне-дневной период	вечерне-ночной период	всего	утренне-дневной период	вечерне-ночной период	всего
1969	$\frac{68}{81.0}$	$\frac{16}{19.0}$	$\frac{84}{100}$	$\frac{171}{75.0}$	$\frac{57}{25.0}$	$\frac{228}{100}$
1970	$\frac{91}{47.8}$	$\frac{99}{52.2}$	$\frac{190}{100}$	$\frac{232}{72.0}$	$\frac{90}{28.0}$	$\frac{322}{100}$
1971	$\frac{21}{55.3}$	$\frac{17}{44.7}$	$\frac{38}{100}$	$\frac{60}{68.2}$	$\frac{28}{31.8}$	$\frac{88}{100}$
В среднем за 3 года (%)	61.4	38.6		71.7	28.3	

Примечание. Числитель — абсолютное количество цветков; знаменатель — процент о количества всех цветков, распустившихся за сутки.

Суточный ход распускания женских цветков бархата амурского подтверждает указание Н. В. Первухиной (1955, 1970) на бо́льшую мезофильность женского генеративного аппарата.

Сезонная динамика цветения

Большинство авторов отмечает, что мужские деревья бархата амурского зацветают первыми. Мы наблюдали непостоянную очередность зацветания мужских и женских экземпляров с разрывом в сроках зацветани в 1—2 дня. Продолжительность периода цветения бархата амурского в течение сезона составляла 7—14 дней для женских и 8—18 дней для мужски экземпляров, что совпадает с литературными данными (Бархат амурский 1952; Кудашева, 1959; Кречетова, 1960; Нечаев и Пельменев, 1965б Напалков, 1968; Корейша, 1970). Н. В. Напалков (1968), анализируя фенологическое развитие 22 древесных и кустарниковых пород в Раифско дендрарии, установил, что бархат амурский, клен татарский и груша уссурийская имеют самый короткий период цветения. Таким образом, по характеру сезонного цветения бархат амурский не отличается от типичны древесных растений умеренного пояса.

Изучая сезонную динамику цветения, мы ежегодно вели учет на 25—50 мужских и на 15—30 женских соцветиях пяти экземпляров каждог пола. Ежедневно подсчитывалось: число пылящих мужских цветков вновь распустившихся за сутки женских и суммарное количество женски цветков с жизнеспособными рыльцами.

Динамика сезонного цветения бархата амурского показана на рис. 3 где графики построены по данным, выраженным в процентах от общег числа цветков каждого пола.

В 1969 г. низкая среднесуточная температура воздуха в сочетани с повышающейся относительной влажностью растянула период цветени бархата амурского. Сильнее отразилось это на ходе цветения мужски особей (рис. 3, *А*). В 1970 г. произошло резкое похолодание в конце первой декады июня, которое приостановило цветение. Повышение температуры воздуха в начале второй декады способствовало более быстрому нарастанию темпов цветения мужских особей (рис. 3, *Б*). Максимальное количество цветков с жизнеспособными рыльцами в 1969 и 1970 гг. не совпадало с максимумами пылящих мужских цветков (рис. 3, *А*, *Б*).

Наиболее благоприятным по характеру сезонной динамики цветения бархата амурского был 1971 год (рис. 3, *В*). Расхождение максимумов в распускании мужских и женских цветков обусловлено лишь большей степенью ветвления мужских соцветий. Наибольшее количество способных к одновременному опылению женских цветков достигло 93% и совпало с максимумом пыления мужских.

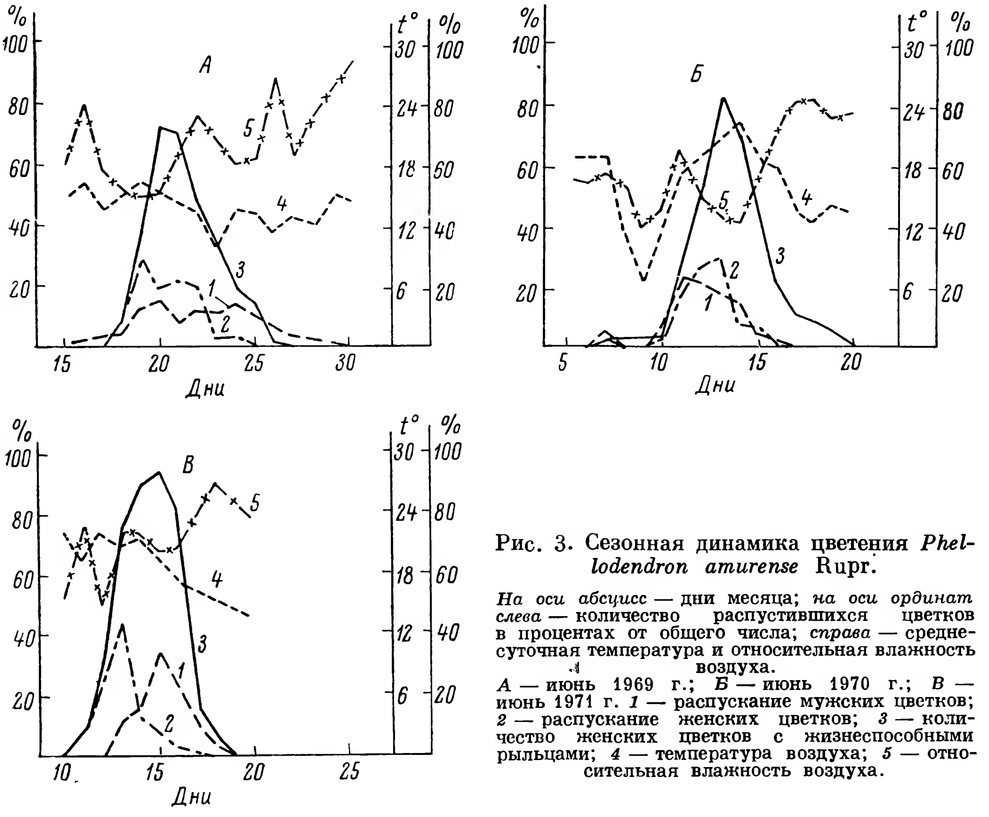


Рис. 3. Сезонная динамика цветения *Phellodendron amurense* Rupr.

На оси абсцисс — дни месяца; *на оси ординат слева* — количество распустившихся цветков в процентах от общего числа; *справа* — среднесуточная температура и относительная влажность воздуха.

А — июнь 1969 г.; *Б* — июнь 1970 г.; *В* — июнь 1971 г. *1* — распускание мужских цветков; *2* — распускание женских цветков; *3* — количество женских цветков с жизнеспособными рыльцами; *4* — температура воздуха; *5* — относительная влажность воздуха.

Календарное расхождение в максимумах цветения мужских и женских деревьев перекрывается возможностью длительного сохранения жизнеспособности рылец. В связи с этим наиболее интересно положение кривой *3* по отношению к кривым *1* и *2*, которое характеризует возможности опыления.

Заключение

Цветение бархата амурского в условиях Среднего Поволжья характеризуется снижением температурных границ распускания мужских и женских цветков по сравнению с природным ареалом.

Мужские бутоны вскрываются по вечерне-утреннему или утреннему типу. В течение суток они вскрываются однократно. Продолжительность жизни мужского цветка составляет менее суток. Пыление в наших условиях по сравнению с природным ареалом происходит интенсивнее и смещено на более ранние часы, что связано с влиянием континентального климата. Около трети мужских цветков имеет аномалии в строении; это сказывается на особенностях их цветения.

Приуроченности раскрывания женских цветков к определенному времени суток не наблюдается. Цветок распускается медленно, продолжительность его жизни составляет 3—6 суток.

Суточный ход распускания цветков бархата амурского характеризуется сочетанием резко выраженного утреннего максимума у мужских с круглосуточным распусканием женских цветков. Такое сочетание при двудомности, очевидно, имеет приспособительное значение.

Календарное расхождение в максимумах сезонного цветения мужских и женских деревьев перекрывается возможностью длительного сохранения жизнеспособности рылец.

ЛИТЕРАТУРА

Агроклиматические ресурсы Ульяновской области. (1968). — Бархат амурский. (1952). Сб. ДВ н.-и. инст. лесн. хоз. — Гирник Д. В. (1968). Нектар с бархата амурского. Пчеловодство, 5. — Кауров И. А. (1957). Жизнеспособность пыльцы дальневосточных древесных пород в течение суток. Бот. ж., 42, 2. — Корейша В. Г. (1970). Амурский бархат на Украине. Пчеловодство, 5. — Кречетова Н. В. (1960). К биологии цветения и оплодотворения *Phellodendron amurense* Rupr. Бот. ж., 45, 9. — Кудашева Р. Ф. (1959). Селекция бархата амурского для промышленной культуры. Опыт и достижения по селекции лесных пород. В сб. работ по лесн. хоз., 38. — Напалков Н. В. (1968). Фенологические особенности развития декоративных древесных и кустарниковых пород в Раифском дендрарии. Тр. Волжско-Камск. заповедн., 1. — Нечаев А. П. (1963). Амурское пробковое дерево. Докт. диссерт. Хабаровск. — Нечаев А. П. (1965). Половой диморфизм и эволюция цветков бархата амурского. В кн.: Вопросы ботаники и физиологии растений. Хабаровск. пед. инст. — Нечаев А. П. и В. К. Пельменев. (1965а). Амурский бархат как медонос. Пчеловодство, 5. — Нечаев А. П. и В. К. Пельменев. (1965б). Медоносное значение бархата амурского. Растит. рес., 1, 3. — Первухина Н. В. (1955). О биологическом значении завязи покрытосеменных и факторах, обусловивших ее возникновение. Бот. ж., 40, 5. — Первухина Н. В. (1970). Проблемы морфологии и биологии цветка. — Справочник по климату СССР. (1966). 25 (II и IV) и 26 (II и IV). — Строгий А. А. (1928—1929). Амурское бархатное или пробковое дерево, его природа, свойства и хозяйственное значение. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., XXI, 3. — Шамурин В. Ф. (1966). Сезонный ритм и экология цветения растений тундровых сообществ на севере Якутии. В кн.: Приспособление растений Арктики к условиям среды. Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение, 8. — Murbeck S. (1912). *Phellodendron amurense* Rupr.×*Ph. japonicum* Max. (Nova hybrida). Mitteil. Deutsch. dendrol. Gesellsch., 21. — Tomescu A. (1965). *Phellodendron amurense* Rupr. o spicie exotică de interes melifer. Revista padurilor, 8.

Ульяновский
государственный педагогический институт.

(Получено 18 II 1972).

УДК 582.394 (479.24)

А. М. Аскеров и А. Е. Бобров

ПАПОРОТНИКИ ТАЛЫША

С 1 рисунком

A. M. ASKEROV AND A. E. BOBROV. FERNS OF TALYSH

Талыш является одной из интереснейших фитогеографических областей, насчитывающей большое количество реликтов. Поэтому он нередко рассматривается (Сафаров, 1962, 1965) как рефугиум третичных растений. Там встречаются такие редкие и эндемичные виды, как *Pterocarya pterocarpa* (Michx.) Knuth, *Alnus subcordata* C. A. Mey., *Parrotia persica* C. A. Mey., *Quercus castaneifolia* C. A. Mey., *Pyrus grossheimii* Fed., *P. hyrcana* Fed., *Albizzia julibrissin* Durazz., *Gleditschia caspia* Desf. и др.

Входя в состав лесных формаций, папоротники составляют неразрывное целое с флорой Талыша. Изучение экологии (высотного распространения, приуроченности к определенным группам формаций) папоротников

Талыша позволит более точно воссоздать биогеоценозы третичного времени и познать закономерности распространения растений прошедших эпох.

В результате поездок А. М. Аскерова в Талыш в 1968—1970 гг. были собраны богатые гербарные материалы и сведения эколого-географического характера. Результаты обработки этих данных приводятся ниже.

Расположение папоротников по семействам соответствует работам Пики Сермолли (Pichi Sermolli, 1970) и А. Е. Боброва (1972), а расположение родов — «Флоре Европы» (Flora Europaea, 1964). Нами лишь внесены незначительные изменения.

Для таксонов, имеющих ранг выше семейства, мы принимаем подразделения, предложенные Кронквистом, Тахтаджяном и Циммерманом (Cronquist и др., 1966).

Отдел **Polypodiophyta** Cronq., Takht., W. Zimm.

Класс **Polypodiatae** Cronq., Takht., W. Zimm.

Подкласс **POLYPODIIDAE** Cronq., Takht., W. Zimm.

I. Сем. **CHEILANTHACEAE** Nayar

1. *Cheilanthes persica* (Bory) Mett. ex Kuhn — краекучник иранский.

Обитает на скалистых и каменистых местах, встречается только в безлесных частях Талыша (сел. Пирембель Ярдымлинского района). Сп.[1] июнь—август.

2. *Notholaena marantae* (L.) R. Br. — ложнопокровница.

Обитает на скалистых и каменистых местах, встречается в безлесной части Талыша (сел. Пирембель Ярдымлинского района), 18 VI 1970, Д. Пакалн.

II. Сем. **ADIANTACEAE** (C. Presl) R. C. Ching

3. *Adiantum capillis veneris* L. — адиантум венерин волос.

У водопадов, на мокрых скалах, в лесах нижнего и среднего горных поясов. Сп. май—август. $2n=60$.

III. Сем. **PTERIDACEAE** Reichb.

4. *Pteris cretica* L. — птерис критский.

Широко распространен в нижнегорном поясе гирканских лесов, часто встречается в железняковых лесах, иногда образует заросли. Сп. июнь—август, ноябрь—декабрь. $2n=58$.

IV. Сем. **HEMIONITIDACEAE** Pic. Ser.

5. *Anogramma leptophylla* (L.) Link — анограмма тонколистная.

Этот редкий вид в Талыше пока найден в трех пунктах: вблизи совхоза «Аврора», Астаринского района, на выходах коренных пород среди леса, 12 VII 1963, Н. Н. Цвелев и А. Е. Бобров; сел. Пенсар Астаринского района, в железняково-дубовых вторичных лесных формациях, 100 м над ур. м., А. Аскеров, 15 V 1970; гора Насуаку Ленкоранского района, на желтоземных почвах в зарослях бузины в железняково-грабовом лесу, на рубках, 250 м над ур. м., 7 VII 1970, А. Аскеров, $2n=26$ (Цвелев и Бобров 1966).

---

[1] Сп. — время спороношения.

V. Сем. **HYPOLEPIDACEAE** Pic. Ser.

6. *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn — орляк обыкновенный.

В лесах, по берегам рек, в кустарниках до верхнего горного пояса, как сорняк на чайных плантациях и в садах, а также на пожарищах. Очень часто образует непроходимые заросли высотой 2—2.5 м. Сп. июль—сентябрь. 2n=104.

VI. Сем. **Thelypteridaceae** Pic. Ser.

7. *Thelypteris palustris* (Salisb.) Schott — телиптерис болотный.

В болотистых и сырых местах, на заболоченных берегах рек и водоемов, среди кустарников, низменностей нижнего и среднего горного пояса. Сп. июль—август. 2n=70.

VII. Сем. **ASPLENIACEAE** Mett. ex Frank

8. *Asplenium trichomanes* L. — асплений волосовидный.

Subsp. *trichomanes*.

В лесах, на корнях и пнях, редко на стволах *Parrotia persica* C. A. Mey., на рыхлых богатых почвах, а в Зуванде в трещинах скал и на камнях. Сп. июль—август, октябрь—декабрь. 2n=72 (Lovis, 1964).

Subsp. *quadrivalens* D. E. Mey.

Обитает на более влажных местах, на мокрых скалах, распространен в лесах нижнего и среднего горного пояса. Сп. июнь—август. 2n=144.

Этот подвид является новым для флоры СССР.

9. *A. adiantum-nigrum* L. — а. черный.

В дубово-грабово-железняковых лесных формациях, в тенистых местах, редко на стволах *Parrotia persica* и *Acer velutinum* Boiss., часто в зарослях держи-дерева, ежевики и гранатника, а также на скалах и камнях. Сп. май—июнь, октябрь—ноябрь. 2n=144.

10. *A. septentrionale* (L.) Hoffm. — а. северный.

Этот вид — один из самых распространенных папоротников Зуванда; он очень часто встречается на северных, более тенистых склонах, в трещинах скал и на камнях, обычно вместе с *Ceterach officinarum* DC., *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh. и *Asplenium trichomanes* subsp. *trichomanes*. Сп. июнь—сентябрь. 2n=144.

11. *A. ruta-muraria* L. — а. стенной.

Произрастает в трещинах скал и на камнях северных склонов. Зуванда. Сп. май—июнь, август—сентябрь. 2n=144.

В Талыше вид найден нами впервые: Лерикский район, сел. Тули, недалеко от горы Кызюрду, 2300 м над ур. м., 25 VIII 1970.

12. *Ceterach officinarum* DC. — скребница аптечная.

Широко распространен в Зуванде, обитает на камнях, в трещинах скал, на северных и северо-восточных скалах, часто с *Asplenium septentrionale* и *Cystopteris fragilis*. Сп. июнь—сентябрь. 2n=144.

13. *Phyllitis scolopendrium* (L.) Newm. — листовик сколопендровый.

Распространен широко в лесах нижнего и среднего, местами верхнего горного пояса, особенно обильно по ущельям и берегам ручьев, редко на стволах *Parrotia persica*, *Acer velutinum*, *Alnus subcordata*, *Pterocarya pterocarpa*, *Zelkova carpinifolia* (Pall.) Dipp. и на скалах. Сп. май—июль, октябрь—декабрь, 2n=72.

VIII. Сем. **ATHYRIACEAE** Alston

14. *Athyrium filix-femina* (L.) Roth — кочедыжник женский.

Широко распространенный папоротник; произрастает в тенистых лесах нижнего и среднего горных поясов, по берегам речьев и ущельям, образует густые заросли в дубово-грабовых лесах. Сп. июнь—август, ноябрь—декабрь. 2n=80. (Долуханов 1960).

15. *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh. — пузырник ломкий.

Вид широко распространен в Зуванде; обитает в трещинах и в тени скал, на северных склонах, вместе с *Polypodium vulgare* subsp. *vulgare* var. *zuvandicum* A. Asker. et A. Bobr. и *Asplenium trichomanes* subsp. *trichomanes*. Сп. май—июль. 2n=168, 252.

IX. Сем. **ONOCLEACEAE** Pic. Ser.

16. *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod. — страусник обыкновенный.

В лесах, в сырых и тенистых местах, по берегам ручьев и водоемов, по лесным ущельям от нижнего до верхнего горного пояса. Образует густые заросли или сплошной ярус в гирканских лесных формациях. Сп. август—ноябрь (декабрь). 2n около 80.

X. Сем. **WOODSIACEAE** (Diels) Herter

17. *Woodsia alpina* (Bolt.) S. F. Gray — вудсия альпийская.

В трещинах и в тени скал, на каменистых и скалистых местах. Встречается редко, собран в Ярдымлинском (сел. Вергядуз) и Лерикском (в 8—10 км к югу от Лерика, Цвелев, Бобров, VII 1963) районах. Сп. июнь—август, 2n=164.

XI. Сем. **ASPIDIACEAE** Mett. ex Frank.

18. *Polystichum*×*illiricum* (Borb.) Hahne — многорядник иллирийский.

Растет в грабово-дубовых, железняково-грабовых и буковых лесных формациях нижнего и среднего горных поясов, в лесистых ущельях и среди камней. Сп. май—июль, ноябрь—декабрь. 2n=123.

В Талыше нами собран в Астаринском (Субтропический совхоз, сел. Телман, Арчиван), Ленкоранском (сел. Биласар, на берегу р. Вашару-Чай, сел. Алексеевка), Лерикском (сел. Азербайджан, сел. 40-й км) и Масаллинском (около Исти-Су) районах.

Этот гибридогенный вид, впервые найденный в Азербайджане, является новым и для флоры СССР.

19. *P. aculeatum* (L.) Roth (=*P. lobatum* (Huds.) Chevall.) — м. шиповатый.

Встречается во всех лесных формациях нижнего, среднего и верхнего горных поясов, в ущельях, по берегам рек и ручьев, на лесных опушках, на стволах *Parrotia persica*, *Quercus castaneifolia*, иногда на скалистых и каменистых местах. В более влажных местах встречаются *P. aculeatum* var. *subtripinnatum* (Milde) A. Asker. et A. Bobr. и *P. aculeatum* var. *angustilobum* (Fomin) A. Asker. et A. Bobr., которые не указывались во «Флоре Азербайджана». Кроме того, мы установили *P. aculeatum* var. *densum* (Moore) A. Asker. et A. Bobr. (*P. lobatum* var. *densum* Moore) — новый таксон; он приурочен к опушкам лесов, Сп. июнь—июль, ноябрь—декабрь. 2n=164.

20. *P. kadyrovii* A. Asker et A. Bobr. — м. Кадырова.

Вид приурочен к ущельям с дубово-железняковыми лесами нижнего горного пояса. Сп. июнь—август.

21. *P. setiferum* (Forsk.) Moore ex Woynar — м. щетиноносный.

В тенистых лесах нижнего и среднего горного пояса (из *Quercus castaneifolia*, *Carpinus caucasica*, *Pterocarya pterocarpa* и *Fagus orientalis* Lipsky), по берегам ручьев и ущельям, редко в трещинах скал, на каменистых и скалистых местах. Сп. июнь—август. 2n=82.

22. *P.* × *bicnellii* (Christ) Hahne (*P. aculeatum*×*P. setiferum*) — м. Бикнеля.

Обитает в дубовых, дубово-грабовых, дубово-ольховых и буковых лесных формациях нижнего и среднего горных поясов, а также по лесным ущельям и у ручьев среди *Parrotia persica* и *Quercus castaneifolia*. Сп. июнь—август, 2n=123.

Собран в Ленкоранском (гора Насуаку, сел. Пиябели, Биласар, н лесном участке Дашдыгавул), Астаринском и Лерикском районах.

Этот гибридогенный вид впервые найден в Азербайджане, он приводился А. В. Фоминым (1911) для Абхазии под названием *P. lobatum*× *P. angulare* (C. Chr.) Fomin.

23. *P. woronowii* Fomin — м. Воронова.

Обитает в тенистых, гирканских лесах нижнего и среднего горны поясов, иногда в лесных ущельях верхнего горного пояса. Сп. май—июль ноябрь—декабрь.

24. *P.* × *fominii* A. Asker. et A. Bobr. (*P. woronowii*×*P. aculeatum*) — м. Фомина.

В сырых местах у ручьев и по ущельям в дубово-железняковых леса нижнего горного пояса (Ленкорань, сел. Алексеевка, пос. Астара, окол субтропического совхоза). Сп. май—июль, октябрь—ноябрь.

25. *P. braunii* (Spenn.) Fée — м. Брауна.

В дубово-грабово-железняковых лесах нижнего и среднего горных поясов, особенно обилен в ущельях среди *Parrotia persica* с подлеском *Ruscus hyrcanus* Woronow, в тенистых кустарниках, редко на скалистых и каменистых местах, на береговых скалах и между камнями. Сп. июнь—август, ноябрь—декабрь. 2n=164.

26. *P.* × *luerssenii* (Dorfl.) Hahne (*P. aculeatum*×*P. braunii*) — м. Люерсена.

Приурочен к дубово-железняковым лесам нижнего и среднего горно пояса (Ленкорань, к югу от лесного участка Ханбулани, сел. Биласар пос. Астара, лесной участок Шаталанга). Сп. июнь—август. 2n=164

Этот гибридогенный вид впервые найден в Азербайджане, он приводился Фоминым (1911, 1913) под названием *P. lobatum*×*P. braunii* (Luerss. Fomin.

27. *P.*×*wirtgenii* Hahne (*P. braunii*×*P. setiferum*) — м. Виртгена

В смешанных гирканских лесах с подлеском из *Ruscus hyrcanus*, п ущельям среди *Parrotia persica* и *Quercus castaneifolia*. Сп. июнь—август 2n=123.

Впервые найден в Азербайджане (Ленкорань, Алексеевка), он приводился Фоминым для Абхазии под названием *P. braunii* f. *marcowiczi*× *P. angulare* Fomin.

28. *P.*×*safarowii* A. Asker. et A. Bobr. (*P. braunii*×*P. setiferum*× *P. woronowii*) — м. Сафарова.

Встречается по ущельям, а также в сырых и тенистых местах в дубово грабово-ольховых лесных формациях нижнего горного пояса (Астара около субтропического совхоза). Сп. май—июнь.

29. *Dryopteris filix-mas* Schott — щитовник мужской.

Произрастает в лесах (особенно буковых и грабово-дубовых), в кустарниковых зарослях, редко на стволах *Carpinus caucasica* и *Pterocary pterocarpa*, а также в трещинах скал и среди камней. В Зуванде нами найден впервые *D. filix-mas* var. *athyriformis* Fomin. Сп. июль—сентябрь 2n=164.

30. *D. pseudo-mas* (Wollast.) Holub et Pousar (=*D. borreri* Newm.) — щ. ложно-мужской.

Обитает во влажных и тенистых ущельях на опушке нижнего и среднего горных поясов. Обилен на территории Гирканского заповедника где нами собран *D. pseudo-mas* var. *rubiginosa* (Fomin) A. Asker. et A. Bobr. который считался ранее эндемом Абхазии. Сп. май—июнь, октябрь—ноябрь. 2n=82, 123.

31. *D. raddeana* Fomin — щ. Радде.

Этот эндемичный вид является одним из самых распространенных папоротников флоры Талыша; особенно часто встречается в реликтовы лесных формациях нижнего горного пояса. К более тенистым местам приурочен *D. raddeana* var. *talyschensis* A. Acker. et A. Bobr.

32. *D. carthusiana* (Vill.) H. P. Fuchs (=*D. spinulosa* (O. F. Müll. Watt, *D. lanceolatocristata* (Hoffm.) Alston) — щ. картузийский.

Обитает в гирканских лесах нижнего горного пояса с *Alnus barbata* C. A. Mey. и *Pterocarya pterocarpa*, в зарослях *Smilax excelsa* L. и *Rubus hyrcana* Juz. Сп. июнь—август. 2n=164.

D. carthusiana нами был собран в Талыше (Астаринский район, сел. Шахагач, 2 VI 1970; там же, около сел. Арчиван, 2 VI 1970). Ранее приводился только для горы Сариал (Малый Кавказ) — Рза-Заде, 1950.

33. *D. dilatata* (Hoffm.) A. Gray (=*D. austriaca* (Jacq.) Woynar) — щ. расширенный.

Среди камней в лесах нижнего горного пояса из *Parrotia persica*, *Quercus castaneifolia* и *Zelkova carpinifolia*. Сп. июнь—август. 2n=164.

2 VI 1970 в окрестностях сел. Арчиван Астаринского района нами собраны экземпляры *D. dilatata*, являющегося новым видом для флоры Азербайджана.

XII. Сем. **POLYPODIACEAE** Bercht. et J. S. Presl

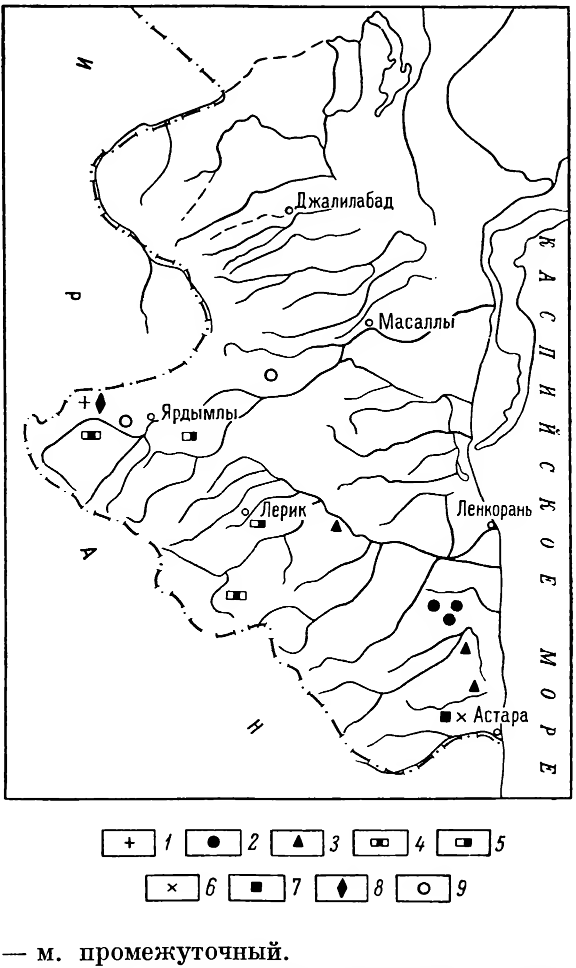
34. *Polypodium vulgare* L. — многоножка обыкновенная.

Subsp. *vulgare*.

Представители типового подвида обитают на камнях и скалах, на северных склонах нагорья Зуванд, на почве, под пологом деревьев, на стволах *Parrotia persica*, *Pyrus grossheimii* Fed., *Crataegus kyrtostyla* Fingerh., *Acer laetum* C. A. Mey., *A. velutinum*, *Carpinus caucasica*, *Quercus castaneifolia*, *Alnus subcordata*, *A. barbata*, *Fagus orientalis*, *Pterocarya pterocarpa*, *Juglans regia* L., *Ulmus suberosa* Moench, *Zelkova carpinifolia* и *Diospiros lotus* L. Сп. май—июнь, октябрь—ноябрь. 2n=148.

Subsp. *issaevii* A. Asker. et A. Bobr.

Обитает на стволах *Pterocarya pterocarpa*, *Alnus subcordata* и *Carpinus caucasica*. Сп. май—июнь, октябрь—ноябрь.



Распространение наиболее редко встречающихся видов папоротников в Талыше.

1 — *Cheilanthes persica* (Bory) Mett.; 2 — *Anogramma leptophylla* (L.) Link; 3 — *Thelypteris palustris* (Salisb.) Schott; 4 — *Asplenium ruta muraria* L.; 5 — *Woodsia alpina* (Bolton) S. F. Gray; 6 — *Dryopteris carthusiana* (Vill.) H. P. Fuchs; 7 — *Dryopteris dilatata* (Hoffm.) A. Gray; 8 — *Notholaena marantae* (L.) R. Br.; 9 — *Adiantum capillis veneris* L.

35. *P. interjectum* Shivas — м. промежуточный.

Встречается на гниющих пнях и на стволах *Alnus subcordata* и *Pterocarya pterocarpa*. Сп. июль—декабрь. 2n=222.

В ноябре 1970 г. этот вид нами обнаружен в окрестностях сел. Биласар Ленкоранского района, что является первой находкой для Кавказа.

Наши исследования не подтверждают существование в Талыше сл
дующих видов: *Oreopteris limbosperma* (Fuchs) Holub (=*Thelypteris oreo*
teris (Ehrh.) Sloss.), *Dryopteris cristata* (L.) A. Gray, *Polystichum lonchii*
(L.) Roth, *Blechnum spicant* (L.) Roth, *Polypodium australe* Fée и *Osmun*
regalis L.

Распространение наиболее редко встречающихся видов папоротник
показано на карте (см. рисунок).

Таким образом, в современной флоре Талыша представлены 35 вид
папоротников, распространенных на низменности и в горных пояса
Для сравнения укажем, что у Фомина (1913) для Талыша приведе
17 видов.

В лесах на низменности, состоящих из *Parrotia persica*, *Quercus castan*
folia, *Alnus barbata*, *Pterocarya pterocarpa* и *Populus hyrcana* Grossh., встр
чается почти 50% всех видов, в частности орляк обыкновенный, селе
ночники волосовидный и черный, листовик сколопендровый, кочедыжн
женский, страусник обыкновенный, многорядники шиповатый и Воронов
щитовник ложномужской, многоножка обыкновенная и др.

В предгорном и нижнем горном поясе (до 600—700 м над ур. м.) в ж
лезняковых, дубово-грабовых-железняковых, грабово-дубовых и дуб
вых лесных формациях, где условия наиболее благоприятны, произр
стает более 80% видов папоротников Талыша.

В среднем горном поясе (600—1500 м над ур. м.) видовой состав п
поротников беднее. В буковых лесах очень часто произрастают щитовн
мужской и многорядник шиповатый, а в дубовых, дубово-грабовых, гр
бовых и смешанных лесных формациях распространены орляк обыкнове
ный, телиптерис болотный, листовик сколопендровый, кочедыжник же
ский, страусник, многорядник щетиноносный, многоножки обыкновенн
и промежуточная и др.

В верхнем горном поясе (до 2200—2400 м над ур. м.) в лесах из *Que*
cus macranthera, *Q. iberica* Stev. ex M. B., *Carpinus schuschaensis* H. Wink
C. caucasica и других пород обычно встречаются высокие папоротники
щитовник и многорядник (Гроссгейм, 1926, и др.). Следует отметить, ч
некоторые виды папоротников (например, *Polystichum woronovii*, *Pter*
cretica), свойственные нижнему горному поясу, при благоприятных усл
виях произрастают и в верхнем горном поясе и наоборот.

Папоротники Талыша можно подразделить на две большие группы
лесные и открытых мест (безлесные). Лесная группа представлена наз
ными (27), эпифитными (9) и скальными (10) видами. Наибольший интер
представляют эпифитные папоротники, к которым, кроме *Polypodiu*
vulgare, как это указывается обычно в литературе, относятся *Aspleniu*
trichomanes, *A. adiantum-nigrum*, *Phyllitis scolopendrium*, *Polystichum ac*
leatum, *Dryopteris filix-mas*, *D. raddeana*, *Polypodium vulgare* и *P. inte*
jectum.

Вторая группа включает 9 видов, из которых почти все являются ска
ными папоротниками, а виды *Cheilanthes persica*, *Asplenium septentrional*
A. ruta-muraria, *Ceterach officinarum*, *Cystopteris fragilis*, а также *Polyp*
dium vulgare subsp. *vulgare* var. *zuvandicum* характерны только для З
ванда.

ЛИТЕРАТУРА

Аскеров А. М. и А. Е. Бобров. (1972). К систематике некоторых род
папоротников из Талыша. Бот. ж., 57, 10. — Бобров А. Е. (1972). О семейства
папоротникообразных флоры СССР. Бот. ж., 57, 1. — Гроссгейм А. А. (192
Флора Талыша. — Гроссгейм А. А. (1939). Флора Кавказа, 1. — Долух
нов А. Г. (1960). Папоротниковые бучины Кавказа. Тр. МОИП, отд. биол., XV,
3. — Исаев Я. М. и Р. Я. Рза-Заде. (1950). Флора Азербайджана. — Саф
ров И. С. (1962). Важнейшие древесные третичные реликты Азербайджана. — С
фаров И. С. (1965). Лесная растительность высокогорных районов Талыша и ее фи
ценотические особенности. Изв. АН Азерб. ССР, 5. — (Фомин А. В.) Fomin A
(1911). Flora Caucasica critica. — Фомин А. В. (1913). *Pteridophyta* флоры Кавказа.
Фомин А. В. (1934). Флора СССР, 1. — Цвелев Н. Н. и А. Е. Бобров. (196
О некоторых более редких видах флоры Талыша. Новости сист. высш. раст. — Cro

quist A., A. Takhtajan a. W. Zimmermann. (1966). On the higher taxa of Embryobionta. Taxon, 15, 4 : 129—134. — Flora Europaea. (1964). I. — Lovis J. D. (1964). The taxonomy of *Asplenium trichomanes* in Europe. Brit. Fern Gaz., 9. — Mayer E. (1963). Pregled Pteridofitov Jugoslavije. Slovenska Acad. Znan. Umetn. Prirodoslov. Medic. Ved., Razprave Disertationes, 7 : 56—71. — Pichi Sermolli R. E. G. (1970). A provisional catalogue of the family names of living Pteridophytes. Webbia, 25, 1.

Институт ботаники
Академии наук Азербайджанской ССР,
г. Баку
и Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 3 VI 1971).

УДК 576.16 : 582.542.2 (571.61)

В. С. Чекань

НОВЫЕ И РЕДКИЕ ВИДЫ *CAREX* L. БАССЕЙНА НИЖНЕГО АМУРА

V. S. CHEKANJ. NEW AND RARE *CAREX* SPECIES FOR THE VALLEY OF LOWER AMUR

В течение 1969—1971 гг. нами исследовались осоки Нижнего Амура. Изученная территория включает долину Амура от устья Уссури до Амурского лимана, окраинные отроги и хребты западного склона Сихотэ-Алиня и восточного склона Баджальского хребта.

При обработке собранного материала и критическом просмотре коллекций гербариев Главного ботанического сада АН СССР (Москва) и Ботанического института АН СССР (Ленинград) были выявлены виды, являющиеся новыми или редкими для юга Дальнего Востока, в частности для Уссурийского и Удского флористических районов, принятых во «Флоре СССР».

Ниже приводится перечень 18 видов осок, 4 из которых являются новыми для долины Нижнего Амура, а 14 — редкими или считавшиеся прежде редкими для данной территории. Собственные сборы автора сообщаются без фамилии. Гербарные экземпляры собранных нами осок находятся в Ботаническом институте АН СССР, а их дублеты — на кафедре ботаники Хабаровского педагогического института.

1. *Carex neurocarpa* Maxim. Для Удского района указывается впервые. В. Н. Ворошилов (1966) приводит этот вид для Амура без детализации его распространения. В перечисленных выше гербарных хранилищах образцы *C. neurocarpa* из Удского района отсутствуют. Нами эта осока встречена в ряде пунктов. Самое северное ее местонахождение лежит в окрестностях с. Софийское.

С. Сухановка, галечники реки, 7 VII 1967, В. С. Шага; окр. с. Циммермановка, правый берег Амура, 21 VII 1969, Савченко и Тихонова; там же, в 2 км от села, галечники реки, 21 VII 1969; Яшина; окр. с. Быстринск, правобережье Амура, песчаник, 1 VIII 1969, Савченко; с. Нижнетамбовское, правый песчаный берег Амура, 20 VI 1969; там же, пойменный луг левого берега Амура, 24 VII 1969; с. Киселевка, сырой пойменный луг, 28 VII 1969; с. Софийское, о. Бычий в русле Амура, на тропе, 29 VII 1969; окр. с. Софийское, берег Гарнизонного ключа, 2 VIII 1970.

2. *C. leiorhyncha* C. A. Mey. Вид относительно редкий для Уссурийского района исследуемой территории.

Окр. Хабаровска, на выгонах, 29 VII 1959, № 14, В. С. Шага; Хабаровск, агробиологическая станция пединститута, вдоль дороги среди порей, 28 V 1970; с. Петропавловка, на лугу, 7 VII 1970.

3. *C. laevissima* Nakai. Для Удского района вид приводится впервы Растение собрано нами во многих пунктах. Здесь указано лишь сам северное его местонахождение.

Окр. с. Софийское, у тропы в хвойно-широколиственном лес 29 VIII 1969; там же, на тропе в разреженном лесу долины Гарнизонно ключа, 2 VIII 1970.

4. *C. enervis* C. A. Mey. Вид для Уссурийского района ранее не указ вался. Ворошилов (1966) приводит его для Верхнего Амура. Ближайш местонахождение *C. enervis* известно в бассейне Зеи (окр. с. Лазаревк

Хабаровск, вблизи Политехнического института, в сырых пониж ниях вдоль автотрассы, 7 VI 1970.

5. *C. bohemica* Schreb. (=*C. cyperoides* Murr.). Вид приводился преж (Кречетович, 1935; Егорова, 1966а) для Уссурийского района рассматрива мой территории. Ворошилов (1966) указывает это растение для бассей Амура, не уточняя, однако, в какой именно его части оно встречаетс Нами *C. bohemica* собрана во многих пунктах Уссурийского и Удско районов. Сообщаем лишь самое северное местонахождение вида, относ щееся к последнему из районов.

С. Пуир, галечники Амурского лимана, 19 VIII 1970; окр. с. Макаровк берег Амурского лимана, 21 VIII 1970.

6. *C. leporina* L. Этот вид впервые был приведен для Дальнего Восто С. Д. Шлотгауэр (1967) в качестве адвентивного растения Комсомольско заповедника, находящегося в окрестностях г. Комсомольска-на-Амур Нами *C. leporina* встречена вблизи нескольких населенных пунктов, о носящихся к Уссурийскому и Удскому флористическим районам, где э осока также, по-видимому, является заносной. Естественный ареал *C. l porina* лежит к западу от оз. Байкал.

С. Пивань, откос железнодорожной насыпи, 25 VI 1966, С. Д. Шлотга эр; с. Нижняя Экань, обочина дороги, 30 VI 1966, она же; окр. с. Трои кое, разреженный кедрово-широколиственный лес на склоне сопк 4 VII 1969; с. Петропавловка, на опушке смешанного леса, 19 VI 196 с. Софийское, долина ключа у тропы, 30 VII 1969; там же, опушка см шанного леса, поляны, 29 VII 1970; там же, по сырым лесным лугов нам, 2 VIII 1970.

7. *C. nemurensis* Franch. Для Удского района приводится впервы

С. Быстринск, окраина болота, 9 VI 1967, В. С. Шага; окр. с. Цимме мановка, обочина дороги у р. Бешеная, 22 VII 1969, Савченко; с. Быс ринск, болото, 31 VII 1969, Н. И. Шага; там же, правый берег Амур болото, 31 VII 1969, Савченко; с. Макаровка, сырое подножие горы Лысо 23 VIII 1970.

8. *C. brunnescens* (Pers.) Poir. Растение для Амура ранее не указывало Редкие местонахождения этого вида на Дальнем Востоке известны с С халина (г. Южно-Сахалинск), Охотского побережья (р. Мухтель) и с К рильских островов. Сообщаемые ниже местонахождения находятся в У ском районе.

С. Озерпах, сырая лужайка, 9 VIII 1965, В. Н. Ворошилов; с. Пуи на тропе в пихтово-еловом лесу, 21 VIII 1970; там же, сырые понижен в лесу, 22 VIII 1970; окр. Николаевска-на-Амуре, болото, 24 VIII 197

9. *C. pseudololiacea* Fr. Schmidt. Вид относительно редкий для Нижне Амура.

С. Озерпах, сырая лужайка, 9 VIII 1965, В. Н. Ворошилов; с. Пуи распадок, увлажненные ложбины в елово-лиственничном лес 21 VIII 1970.

10. *C. rigidioides* (Gorodk.) V. Krecz. Впервые указывается для Удско района. Ворошилов (1966) отмечает его для Амура.

С. Софийское, гора Тиуль, среди кедрового стланика, 1000 м над ур. м 9 VIII 1969; там же, вершина горы Тиуль, на россыпях, 1084 м над ур. м 10 VIII 1969.

11. *C. uda* Maxim. Редкий для юга Удского района вид. Ворошил (1966) указывает его для Амура.

С. Верхнетамбовское, болотистый берег Колхозного ручья, 18 VII 1969.

12. *C. amgunensis* Fr. Schmidt. Редкое в бассейне Нижнего Амура растение.

Берег Амура против мыса Чикрак, 25 V 1862, Глен; басс. Амура, на водоразделе рек Дартуми и Койлен, притоков р. Мухени, 3 VIII 1926, О. Неймарк; с. Богородское, березняк по склону реки, 19 VIII 1969.

13. *C. leucochlora* Bunge. Восточноазиатский вид, в пределах СССР известный прежде из Зее-Буреинского и Уссурийского районов. Для Удского района приводится впервые.

С. Циммермановка, остров в пойме Амура, лиственнично-березовый лес с елью, 19 VI 1967, В. С. Шага.

14. *C. sabynensis* Less. Встречается в немногих пунктах Уссурийского и Удского районов. Экземпляры из первых трех мест принадлежат *C. sabynensis* var. *rostrata* (Maxim.) Ohwi.

С. Паддале на Амуре, 20 V 1855, К. И. Максимович; правый берег р. Хунгари, в 21 км от устья, елово-пихтовый лес, 30 VII 1969; окр. Хабаровска, заболоченный луг, 1 VI 1966, В. С. Шага; с Петропавловка, смешанный лес, 29 VI 1966, он же; там же, кедрово-широколиственный лес, 19 VI 1969; там же, обочина дороги, 6 V 1970; с. Софийское, елово-пихтовый лес, 3 VIII 1969; с. Пивань, откос железнодорожной насыпи, 10 VI 1970; пос. Горный, долина оз. Амут, галечник, 19 VI 1970.

15. *C. xyphium* Kom. Восточноазиатский вид, ранее приводившийся для Зее-Буреинского и Уссурийского районов (Кречетович, 1935). Ворошилов (1966) отмечает его как редкое для Амура растение. По нашим данным, вид широко распространен в Удском районе. Здесь мы приводим лишь самые северные его местонахождения.

Окр. с. Софийское, распадок горы Софийской, елово-пихтовый лес, 3 VIII 1969; в 60 км к югу от с. Софийского, западный склон горы Тиуль, заросли кедрового стланика с ольхой камчатской, 9 VIII 1969; с. Софийское, распадок горы Софийской, елово-пихтовый лес, 30 VII 1970.

16. *C. dispalata* Boott. Вид, для бассейна Амура еще не указывавшийся. Первое из местонахождений находится в Удском, два других — в Уссурийском районах.

С. Софийское, на увлажненных местах в березняке, 6 VIII 1969; мыс Маяк на оз. Синдинское, в кедрово-широколиственном лесу, сырые понижения, 23 VII 1970.

17. *C. mollissima* Christ. Вид, относительно редкий для исследуемой территории. Указанные пункты находятся в Удском районе «Флоры СССР».

Окр. с. Циммермановка, заболоченные участки, 11 VI 1967, В. С. Шага; там же, в 3 км от с. Циммермановки в сторону р. Мачтовой, 24 VII 1969, Н. И. Шага; там же, обочина дороги на р. Бешеная, 22 VII 1969, она же; с. Софийское, долина лесного ключа, 30 VII 1969; там же, берега р. Каменки, 31 VII 1970.

18. *C. raddei* Kük. Вид прежде отмечался для Зее-Буреинского и Уссурийского районов «Флоры СССР» (Кречетович, 1935). Нами он собран во многих пунктах Удского района. Отмечаем лишь самое северное его местонахождение.

Окр. с. Софийское, о. Бычий в пойме Амура, осоковый луг, 1 VIII 1970.

ЛИТЕРАТУРА

Воробьев Д. П., В. Н. Ворошилов, П. Г. Горовой, А. И. Шретер. (1966). Определитель растений Приморья и Приамурья. — Ворошилов В. Н. (1966). Флора Советского Дальнего Востока. — Егорова Т. В. (1966а). Осоки СССР. Виды подрода *Vignea*. — Егорова Т. В. (1966б). Род *Carex* L. Арктическая флора СССР, 3. — Кречетович В. И. (1935). Род *Carex* L. Флора СССР, 3. — Шлотгауэр С. Д. (1967). Географические связи адвентивных растений Комсомольского заповедника. В сб.: Вопросы географии Приамурья.

Хабаровский педагогический институт. (Получено 19 II 1972).

УДК 551.791 : 581.9 (470.331)

Т. Д. Колесникова и В. И. Хомутова

ИСКОПАЕМАЯ СРЕДНЕПЛЕЙСТОЦЕНОВАЯ ФЛОРА У ДЕРЕВНИ БУЛАТОВО КАЛИНИНСКОЙ ОБЛАСТИ

С 1 рисунком и 1 таблицей рисунков

T. D. KOLESNIKOVA AND V. I. KHOMUTOVA. THE FOSSIL MIDDLE PLEISTOCENE FLORA NEAR THE VILLAGE BULATOVO, KALININ DISTRICT

Статья посвящена палеоботаническому изучению среднеплейстоценовых отложений у дер. Булатово Калининской области. Авторы методами палеопалинологического и палеокарпологического анализов исследовали толщу межморенных осадков, относящихся к наиболее древнему лихвинскому межледниковью, а также вышележащие отложения, сформировавшиеся в начальные этапы эпохи днепровского оледенения. Данными палинологического анализа воспроизводится сначала фаза пихтово-грабовых лесов, а затем постепенно сменяющиеся фазы обедненной широколиственными породами растительности до появления в ее составе растений бореально-арктического комплекса. Присутствие в изученном разрезе в фазе климатического оптимума макроостатков таких видов, как *Potamogeton oxyphyllus* Miq. и *Aracites johnstruppii* (Hartz.) P. Nikit., вполне согласуется с палинологическими и стратиграфическими представлениями о принадлежности этих отложений к лихвинской межледниковой эпохе.

Скважиной, пробуренной летом 1967 г. геохронологическим отрядом экспедиции Ленинградского государственного университета при участии Д. Б. Малаховского (Северо-западное геологическое управление) и одного из авторов настоящей статьи (В. И. Хомутова), в районе пос. Селижарово у дер. Булатово, были вскрыты озерно-болотные отложения, содержащие значительное количество органических остатков (см. рисунок).

В данном разрезе сверху вниз вскрываются следующие горизонты: песок среднезернистый и неравномерно зернистый (0.5—1.65 м); алеврит голубовато-серый, сильно глинистый, тонкозернистый, пластичный (1.65—3.00 м); суглинок валунный серого цвета, с большим содержанием гравия и гальки (3.00—6.3 м), соответствующий морене московского оледенения; алеврит темно-серый, со светло-серыми и буровато-коричневыми прослоями, плотный, слюдистый, пластичный (6.3—8.4 м), соответствующий так называемым «кошинским» межстадиальным отложениям эпохи днепровского оледенения; гиттия буровато-коричневая (8.4—9.3 м), также соответствующая вышеназванным межстадиальным отложениям; глина алевритистая, буровато-голубовато-серого цвета, пластичная, являющаяся осадками эпохи днепровского оледенения; алеврит буровато-серый, аналогичный вышеописанному, слегка заторфованный, с глубины 10.7 м, с прослоями мелкозернистого серого песка (10.5—11.0 м), по времени своего образования относящийся к лихвинской межледниковой эпохе; торф буровато-коричневый, с тонкими прослоями мелкозернистого песка и отдельными зернами мелкого гравия (11.0—11.6 м) лихвинской межледниковой эпохи; торф черно-бурый, влажный, с растительными остатками (11.6—11.9 м) и торф буровато-коричневый, сильно разложившийся, с большим количеством песчаных и гравийных зерен (11.9—12.8 м), также относящийся к отложениям лихвинской межледниковой эпохи.

Этой скважиной ручного бурения были вскрыты осадки только до глубины 12.8 м. А вообще четвертичные отложения в данном районе имеют мощность более 100 м, заполняют древнюю переуглубленную долину и представлены сложным комплексом разновозрастных и разнофациальных осадков (Марков, 1939). Относительно возраста верхнего межморенного горизонта в данном районе высказывалось несколько точек зрения (см. работы: Марков, 1939, и Вишневская и др., 1970). В 1970 г. (Вишневская и др., 1970) на основании комплексного изучения озерно-болотных отложений у дер. Булатово палинологическим, палеокарпологическим и диатомовым методами, а также общей геологической оценки района был сделан вывод о формировании упомянутых межморенных отложений в эпоху лихвинского (миндель-рисского) межледниковья и в начальные этапы эпохи днепровского оледенения.

В данной статье делается попытка восстановления растительного покрова и выяснения палеофлористических особенностей времени накопления межморенных слоев на основании изучения обнаруженных в них спор, пыльцы и макроостатков. Залегание in situ (без каких-либо признаков переотложения) изученных макро- и микроостатков, последовательный и достаточно подробный анализ образцов по всей исследованной толще позволили получить полную картину изменения растительных формаций как в течение межледниковой эпохи, так и во время начальных этапов эпохи днепровского оледенения.

На основании данных палеопалинологического анализа в разрезе у дер. Булатово выделены следующие фазы в развитии растительного покрова в период лихвинского межледниковья.

Первая фаза пихтово-грабовых лесов с участием ели (глуб. 12.5—12.7 м) характеризуется преобладанием пыльцы пихты (по-видимому, западноевропейский вид *Abies alba* L.) и широколиственных пород, главным образом граба *Carpinus betulus* L. Кроме того, в небольшом количестве здесь встречена пыльца дуба *Quercus* sp., вяза *Ulmus* sp., липы *Tilia* sp. и орешника *Corylus avellana*, отмечена также пыльца двух видов елей: *Picea abies* (L.) Karst. и *Picea* sp. sect. *Omorica*, сосны *Pinus silvestris* L. и лиственницы *Larix* sp. Среди пыльцы травянистых растений наибольший интерес представляет находка пыльцевых зерен водяного ореха *Trapa natans* L., а также микроспорангиев и микроспор *Salvinia natans* (L.) All. Методом палеокарпологического анализа из отложений этого интервала были определены макроспоры вышеупомянутого вида сальвинии, семена двух видов наяд — *Najas flexilis* (Willd.) Rostk. et Schmidt и *N. minor* All., эндокарпии рдестов *Potamogeton natans* L., P. *pusillus* L., чашечка *Armeria maritima* (Mill.) Willd., покрытая волосками по всей ее поверхности (см. таблицу* рисунков, *1*). Находка последнего вида, еще не указывавшегося в ископаемом состоянии, представляет значительный интерес, так как современное распространение *A. maritima* связано с побережьями Северного и Балтийского морей, климатические условия которых, по-видимому, в значительной мере напоминают таковые межледниковых эпох плейстоцена. Таким образом, этот вид вполне мог существовать и на Русской равнине в условиях более высокой влажности и обводненности территории в плейстоцене, даже при отсутствии здесь в это время морских заливов.

Вторая и третья фазы в развитии растительного покрова (глуб. 10.3—12.5 м) по составу спорово-пыльцевых спектров очень сходны между собой: здесь преобладает пыльца *Pinus silvestris* и *Picea abies*, постоянно и в значительном количестве отмечена пыльца пихты и балкано-средиземноморских видов сосен и елей — *Pinus* sp. sect. *Strobus*, *Pinus* sp. sect. *Cembra*, *Picea* sp. sect. *Omorica*. Из состава лесных формаций постепенно выпадает граб. Его пыльца представлена здесь единичными зернами, так же как пыльца дуба и лещины. Таким образом, с ухудшением климатических условий в сторону их постепенной континентализации пихтово-грабовые леса сменились елово-сосновыми, содержащими, однако, еще в своем составе вышеперечисленные реликтовые хвойные породы, сохранившиеся с периода климатического оптимума предыдущей фазы. Макроостатки второй и третьей фаз представлены следующими видами: *Salvinia natans* — много макроспор, *Selaginella selaginoides* (L.) Link — много макроспор, *Najas flexilis* — 1 семя, *Scirpus lacustris* L. — 1 орешек, *Aracites johnstrupii* (Hartz.) P. Nikit. — 5 семян, *Nuphar luteum* (L.) Smith — обломок семени. Интересно отметить присутствие в этой фазе пыльцы трескуна *Ligustrina amurensis* Rupr., а также семян формального рода *Aracites johnstrupii*, являющегося характерной руководящей формой для лихвинской (миндель-рисской) межледниковой эпохи. *Ligustrina* произрастает в смешанных и лиственных лесах Дальнего Востока (Амурская область, Приморский край, Курильские острова), Северо-Восточного Китая и п-ова Кореи. В ископаемом состоянии пыльца этого вида известна только в отложениях лихвинского межледниковья из стратотипического разреза у г. Лихвина (Ананова и Культина, 1965).

---

* См. вклейку в конце номера.

Четвертая фаза в развитии лесов в районе дер. Булатово (9.8—10.3 м) представлена формацией сосново-еловых лесов без участия в них широколиственных и реликтовых хвойных пород. Все большее значение в спектрах начинает приобретать пыльца *Betula* sect. *Albae* (до 20%), увеличивается количество пыльцы травянистых растений, отмечаются микроспоры *Selaginella selaginoides* и *Botrychium boreale* Milde. Макроостатки здесь представлены следующими видами: *Selaginella selaginoides* — 1 макроспора, *Salvinia natans* —5 макроспор, *Potamogeton pusillus* L. — 3 эндокарпия, *P. obtusifolius* Mert. et Koch — 1 эндокарпий, *Najas flexilis* — 6 семян, *Heleocharis ovata* (Roth) Roem. et Schult. — 1 орешек, *Ranunculus aquatilis* L. — 1 семянка, *Ceratophyllum demersum* L. — 1 плод.

Наконец, спектры образцов с глубины 9.7—9.8 м отражают заключительный этап в развитии растительного покрова в межледниковое время. Основными лесообразующими породами здесь являются сосна *Pinus silvestris* и береза *Betula alba*. В небольшом количестве, но постоянно встречается пыльца кустарниковых березок *Betula humilis* Schrank и *B. nana* L. Единично отмечена пыльца ольховника *Alnaster fruticosus* (Rupr.) Ledeb. Из макроостатков здесь были найдены: *Potamogeton obtusifolius* — 5 эндокарпиев, *Najas flexilis* — много семян, *Scirpus lacustris* — 1 орешек, *Ceratophyllum demersum* L. — 8 плодов, *Myriophyllum spicatum* L. —1 плод.

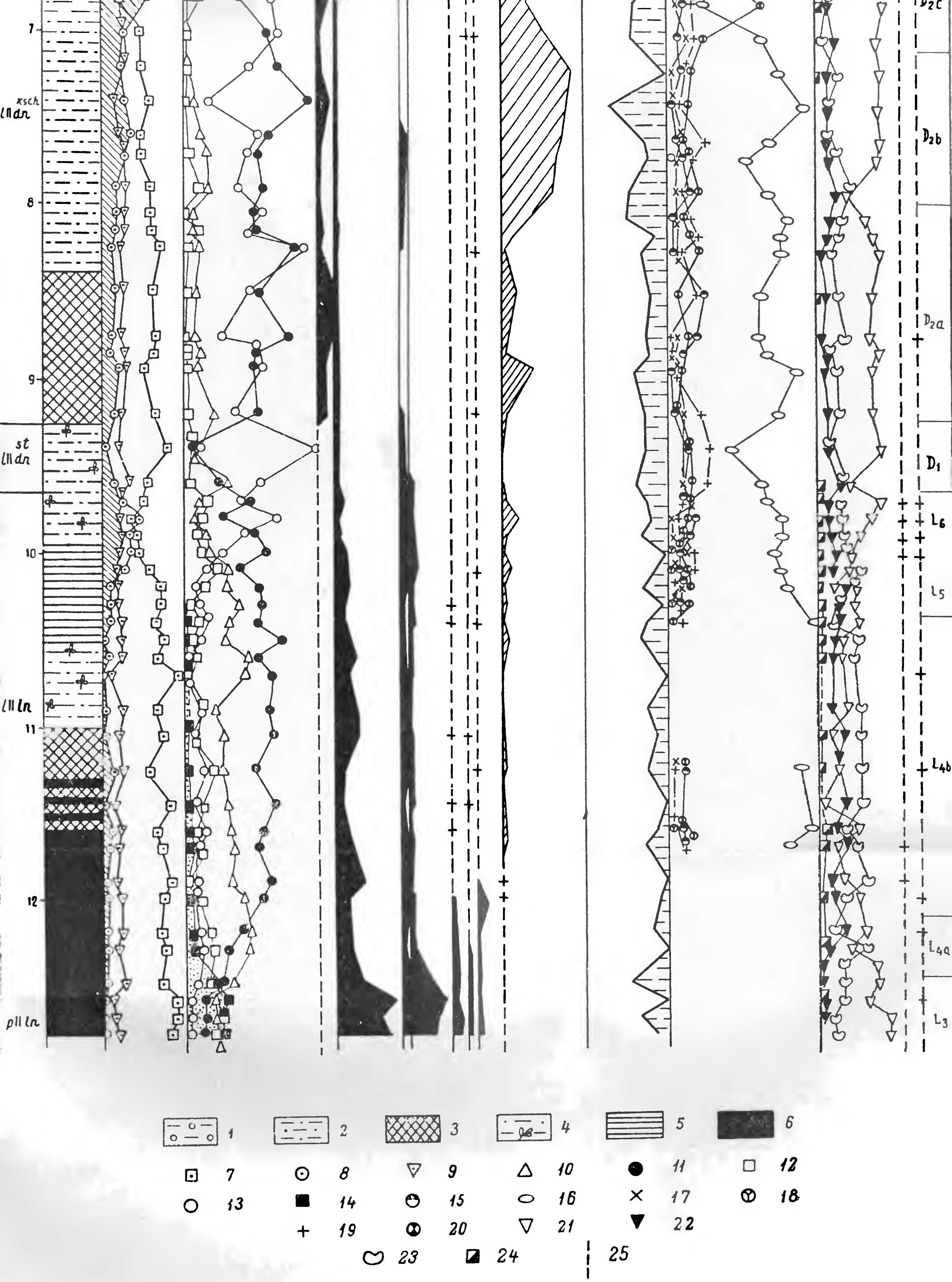
Таким образом, в то время как лесная растительность четвертой фазы межледниковья уже напоминает современные группировки средней и северной тайги, водно-болотная флора, реагирующая значительно медленнее на изменение климатических условий, остается почти в неизменном виде на протяжении всего межледниковья.

Вышеизложенная последовательность сукцессий растительности в течение межледникового времени характерна для окско-днепровской (миндель-рисской) эпохи (Гричук, 1950; Ананова, 1965; Сукачев и др., 1968). На спорово-пыльцевой диаграмме данного разреза (см. рисунок) отражено изменение растительных группировок в эпоху климатического оптимума данного межледниковья, а также в период похолодания, вызванного днепровским оледенением.

Аналогичную смену лесных группировок в период оптимума лихвинского межледниковья и последующего за ним похолодания отражают спорово-пыльцевые диаграммы разрезов обнажения на р. Большая Коша, скважины № 1 у г. Рыбинска, у пос. Алхимково, Трубайка, Парфеньево, изученных палинологами в Калининской, Ярославской и Вологодской областях (Гричук, 1961; Марков и др., 1968; Валуева и др., 1969; Колесникова и Хомутова, 1970; Соколова и Хомутова, 1970). Названные разрезы, включая и изученный разрез у дер. Булатово, являются самыми северо-восточными из всех известных разрезов данного межледниковья в европейской части СССР, находятся в одной широтной зоне и этим объясняется большое сходство их спорово-пыльцевых диаграмм.

Выше лихвинской толщи (глуб. 6.3—9.6 м) залегают гляциальные (стадиальные и межстадиальные) горизонты эпохи днепровского оледенения. В литературе почти отсутствуют сведения о характере растительности этого времени. Состав спорово-пыльцевых спектров с глубины 9.4—9.6 м свидетельствует о первом значительном похолодании, которое, очевидно, соответствует начальной стадии эпохи днепровского оледенения. Здесь преобладает пыльца *Betula alba*, а также *B. nana* и *Betula* sect. *Fruticosae*. Характерно присутствие пыльцы травянистых растений из сем. *Cyperaceae*, *Chenopodiaceae*, *Compositae* (в частности, рода *Artemisia*). Единично отмечены споры арктических и аркто-альпийских растений: *Selaginella selaginoides*, *Botrychium boreale* (Fr.) Milde и *Lycopodium selago* subsp. *arcticum* (Grossh.) Tolm. (=*L. appressum* auct.).

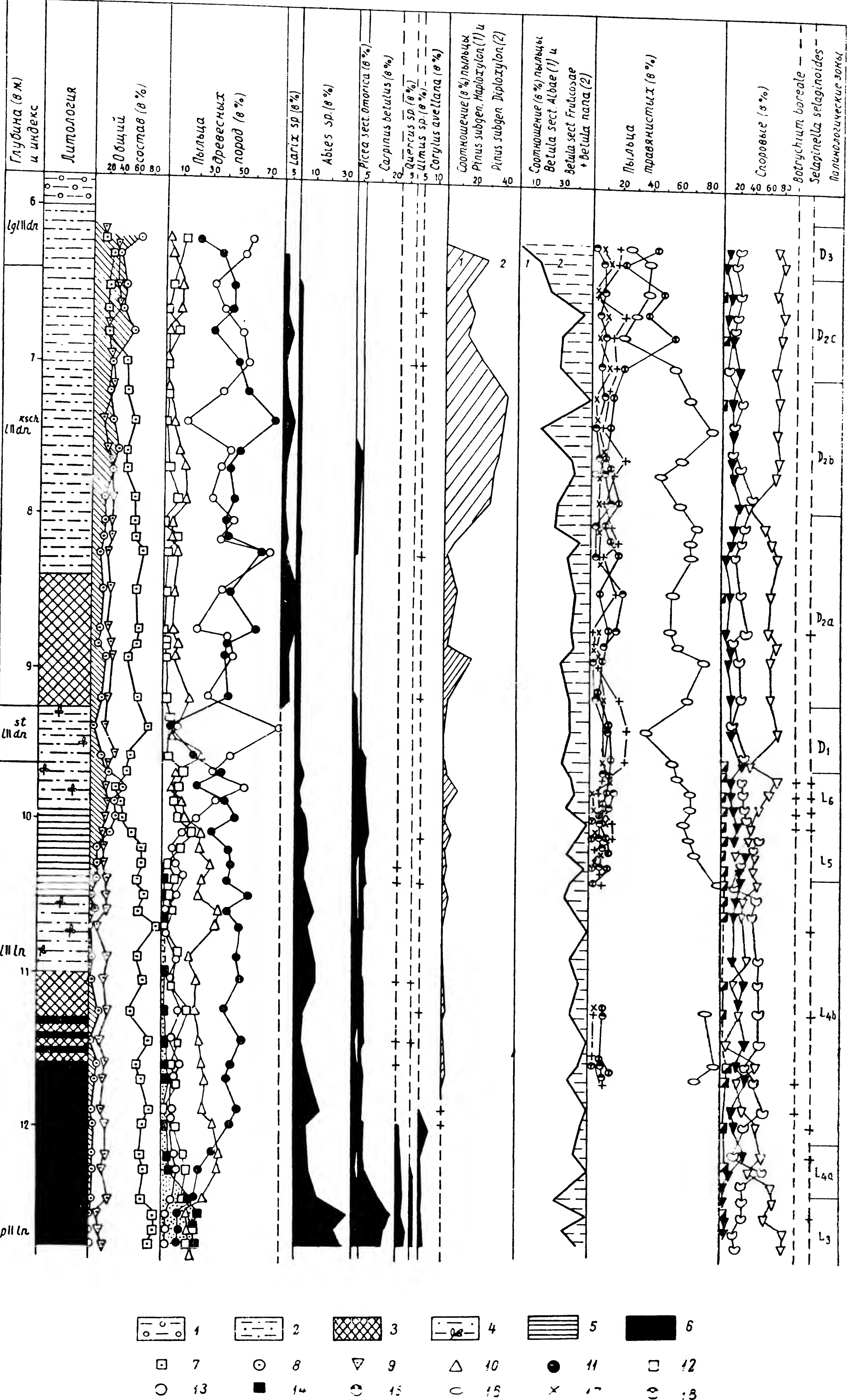
Выше по разрезу, в прослоях алевритов на глубине 6.3—9.4 м, в составе спорово-пыльцевых спектров начинает преобладать пыльца древес-



Спорово-пыльцевая диаграмма разреза среднеплейстоценовых отложений у дер. Булатово.

1 — суглинок валунный; *2* — алеврит; *3* — гиттия; *4* — алеврит с растительными остатками; *5* — глина алевритистая; *6* — торф; *7* — пыльца древесных пород; *8* — пыльца травянистых растений; *9* — споры. Пыльца древесных пород: *10* — *Picea abies* (L.) Karst.; *11* — *Pinus silvestris* L.; *12* — *Alnus* sp.; *13* — *Betula* sect. *Albae*; *14* — сумма пыльцы широколиственных пород. Пыльца травянистых растений и кустарников: ***15* — *Gramineae*:** ***16* — *Cyperaceae*; *17* — *Chenopodiaceae*; *18* — *Ericaceae*; *19* — *Artemisia*;** *20* — *разнотравья*. Споры: *21* — *Bryales*; ***22* — *Sphagnales*; *23* — *Polypodiaceae*; *24* — *Lycopodiaceae*;** *25* — участие пыльцы и спор менее 1.0%.

L_3, I_{4a}. . . — зоны лихвинского межледниковья по В. П. Гричуку; D_{2a}, D_{2b}, D_{2c} — зоны кошинского межстадиала; ***lgl*** **II** ***dn*****(*****D*****₃)** — озерно-ледниковые осадки второй стадии днепровского оледенения; *l* II *dn ksch* — озерные отложения кошинского межстадиала днепровского оледенения; ***l st dn*** **(*****D*****₁)** — озерные осадки первой стадии днепровского оледенения; ***l*** **II** ***ln***; ***p*** **II*****n*** — озерные (*l*) и болотные (*p*) осадки лихвинского межледниковья.


Глубина (в м) и индекс
Литология
Общий состав (в %)
Пыльца древесных пород (в %)
Larix sp (в %)
Abies sp. (в %)
Picea sect. Omorica (в %)
Carpinus betulus (в %)
Quercus sp. (в %)
Ulmus sp. (в %)
Corylus avellana (в %)
Соотношение (в %) пыльцы Pinus subgen. Haploxylon (1) и Pinus subgen. Diploxylon (2)
Соотношение (в %) пыльцы Betula sect. Albae (1) и Betula sect. Fruticosae + Betula nana (2)
Пыльца травянистых (в %)
Споровые (в %)
Botrychium boreale
Selaginella selaginoides
Палинологические зоны
6
lgl III dn
7
ksch l II dn
8
9
st l III dn
10
l III ln
11
12
p II ln
D3
D2c
D2b
D2a
D1
L6
L5
L4b
L4a
L3
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18

ных пород, что свидетельствует об улучшении климатических условий во время вышеупомянутого кошинского межстадиала. По характеру спектров в течение этого межстадиала можно наметить три фазы в развитии растительности.

Первая фаза сосново-березовых лесов с участием в их древостое лиственницы *Larix* sp. и ели *Picea abies* представлена спорово-пыльцевыми спектрами образцов с глубины 8.2—9.2 м. Образцы для палеокарпологического анализа в пределах этого интервала были отобраны с глубин 8.1—8.4; 8.4—8.7, 8.75 и 9.1—9.3 м. Приводим списки найденных макроостатков. Глуб. 8.1—8.4 м: *Salvinia natans* — 2 макроспоры, *Potamogeton obtusifolius* — 3 эндокарпия, *P. rutilus* Wolfg. — 4 эндокарпия, *P. friesii* Rupr. — 2 эндокарпия, *Najas flexilis* — 3 обломка семени, *Heleocharis palustris* L. — 2 орешка, *Myriophyllum spicatum* L. — 1 орешек. Глуб. 8.4—8.7 м: *Picea abies* — обломок семени, *Potamogeton obtusifolius* — 7 эндокарпиев, *P. rutilus* — 3 эндокарпия, *P. natans* L. — 2 эндокарпия, *P. friesii* — 4 эндокарпия, *Heleocharis ovata* — 2 орешка, *H. palustris* — 2 орешка, *Sparganium simplex* Huds. — 1 эндокарпий, *Najas flexilis* — много семян, *Rubus idaeus* L. — 1 косточка, *Myriophyllum spicatum* — 1 плод. Глуб. 8.75 м: *Selaginella selaginoides* — 1 мегаспора, *Najas flexilis* — 6 обломков семян, *Potamogeton pusillus* — 8 эндокарпиев, *P. obtusifolius* — 2 эндокарпия, *P. oxyphyllus* — 2 эндокарпия, *Heleocharis ovata* — 5 орешков, *Scirpus lacustris*—1 орешек, *Betula nana*—12 обрывков листьев и 1 чешуя, *Ceratophyllum demersum* L. — 1 плод, *Ranunculus acer* L. — 1 семянка. Глуб. 9.1—9.3 м: *Potamogeton oxyphyllus*—2 эндокарпия, *P. obtusifolius* — 3 эндокарпия, *P. rutilus* — 3 эндокарпия, *P. alpinus* Balb. — 2 эндокарпия, *Sparganium simplex* — 1 эндокарпий, *Najas flexilis* — 8 обломков семян, *Heleocharis palustris* — 2 орешка, *Myriophyllum spicatum* — 2 плода. Большинство из перечисленных здесь главным образом водно-болотных видов растений и в настоящее время встречается в данном районе. Исключение представляют *Selaginella selaginoides*, которая сейчас здесь не растет, но была широко распространена в плейстоцене по всей Русской равнине, и рдест остролистный — *Potamogeton oxyphyllus*.

Особенный интерес представляет находка эндокарпиев рдеста остролистного. В настоящее время этот вид обитает только в озерах и реках Приморского края, на п-ове Корея и в Японии, в то время как в плейстоцене он имел значительно более широкий ареал. В ископаемом состоянии *P. oxyphyllus* известен из микулинских (рисс-вюрмских) отложений Белоруссии (Дорофеев, 1963), Ярославской (Сукачев и др., 1965; Горлова, 1968; Метельцева, 1968) и Калининской (Краснов и Колесникова, 1967) областей, а также из лихвинских (миндель-рисских) отложений под Москвой (Сукачев и др., 1968). После валдайского оледенения, климатические условия которого были наиболее суровыми по сравнению с климатом предшествующих оледенений (Гроссет, 1967), этот вид, подобно другим реликтам плейстоцена, совершенно исчез с территории европейской части СССР, сохранившись сейчас только в вышеупомянутых приморских районах с муссонным климатом.

Спорово-пыльцевые спектры второй фазы межстадиала (глуб. 6.9—8.2 м) характеризуются преобладанием пыльцы хвойных (*Pinus silvestris*, *Picea abies*, *Larix* sp.) и присутствием значительного количества пыльцы *Pinus* subgen. *Haploxylon*, вероятнее всего сибирского кедра — *Pinus sibirica* (Rupr.) Mayr. Растительность напоминала, таким образом, по своему видовому составу современные среднетаежные леса Западной Сибири. Макроостатки, примерно соответствующие по времени этой фазе, представлены следующими списками. Глуб. 7.4 м: *Salvinia natans* — 1 мегаспора, *Sparganium simplex* — 1 эндокарпий, *Potamogeton alpinus* — 1 эндокарпий, *Najas flexilis* — 5 обломков семян, *Menyanthes trifoliata* — 1 семя; глуб. 7.5—7.8 м: *Selaginella selaginoides* — 1 мегаспора, *Sparganium simplex* — 3 эндокарпия, *Potamogeton praelongus* Wulf — 1 эндокарпий, *P. natans* — 5 эндокарпиев, *P. pectinatus* — 1 эндокарпий, *P. obtusifolius* — 6 эндокарпиев, *P. friesii* — 3 эндокарпия, *Najas flexilis* —

6 обломков семян, *Heleocharis palustris* — 1 орешек, *Betula nana* — 1 чешуя, *Zannichellia palustris* — 1 плод.

Конец межстадиала (глуб. 6.3—6.9 м) характеризуется спорово-пыльцевыми спектрами, состав и количественные соотношения основных компонентов которых вновь отражают, как и в начальные этапы межстадиального времени, господство сосново-березовых лесов. Очень характерно присутствие в спорово-пыльцевых спектрах этой фазы пыльцы *Pinus* subgen. *Haploxylon*, но в значительно большем количестве, чем в спектрах, характеризующих фазу сосново-березовых лесов в начале межстадиального времени.

Наконец, состав спорово-пыльцевых спектров с глуб. 6.2—6.3 м отражает типичную приледниковую флору. Преобладающую роль здесь играет пыльца травянистых растений, карликовой березки и споры зеленых мхов. Среди пыльцы древесных пород отмечены единичные пыльцевые зерна *Pinus silvestris*, *Betula* sect. *Albae* и *Larix* sp.

Таким образом, в данном разрезе палеоботанически охарактеризованы как межледниковая толща, так и горизонты, отложившиеся позднее, во время начальных этапов днепровского оледенения, причем последние представлены перигляциальными образованиями, относящимися к двум стадиям этого оледенения и разделяющему их межстадиалу. Это представляет значительный интерес, так как межстадиальные отложения эпохи днепровского оледенения в литературе почти неизвестны. Имеются лишь указания на присутствие этих отложений в естественных обнажениях на реках Большая Коша и Ока и в разрезе скважины № 1 у г. Рыбинска (Асеев, 1954; Grichuk, 1964; Валуева и др., 1969). Однако палеоботаническая характеристика описанного нами разреза отличается наибольшей полнотой.

ЛИТЕРАТУРА

Ананова Е. Н. (1965). Соотношение флор лихвинского межледниковья Русской равнины с аналогичными флорами района Балтики и сопредельных территорий. В сб.: Балтика, 2. — Ананова Е. Н., В. В. Культина. (1965). Межледниковая флора лихвинского стратотипа. В сб.: Проблемы палеогеографии. — Асеев А. А. (1954). Четвертичные отложения в бассейне среднего течения р. Оки и некоторые вопросы палеогеографии этой территории. В кн.: Материалы по палеогеографии, 1. — Валуева М. Н., В. П. Гричук, В. А. Новский, С. М. Шик. (1969). Отложения лихвинского межледниковья в Ярославском Поволжье. Бюлл. Комисс. по изуч. четвертичн. периода, 36. — Вишневская Е. М., Т. Д. Колесникова, Д. Б. Малаховский, В. И. Хомутова. (1970). Новые данные о разрезе озерных среднеплейстоценовых отложений у деревни Булатово в районе Верхней Волги. Тр. Всесоюзн. совещ. по осн. пробл. пресноводн. озеровед., 2. — Горлова Р. Н. (1968). Смена растительности как компонента биогеоценозов в предпоследнее межледниковье. — Гричук В. П. (1950). Растительность Русской равнины в нижне- и среднечетвертичное время. Тр. Инст. географии АН СССР, 46, 3. — Гричук В. П. (1961). Ископаемая флора как палеонтологическая основа стратиграфии северо-запада Русской равнины. В кн.: Рельеф и стратиграфия четвертичных отложений северо-запада Русской равнины.— (Гричук В. П.) Grichuk V. P. (1964). Comparative study of the interglacial and interstadial flora of the Russian Plain. Report of the 6-th international congress of Quaternary, Warsawa, 1961. Vol. H, Paleobotanical sect.— Гроссет Г. Э. (1967). Пути и время миграции лесных крымско-кавказских видов на территорию Русской равнины и последующие изменения их ареалов в связи с эволюцией ландшафтов. Бюлл. МОИП, 5. — Дорофеев П. И. (1963). Новые данные о плейстоценовых флорах Белоруссии и Смоленской области. Матер. по истории флоры и растит., 4. — Колесникова Т. Д. и В. И. Хомутова. (1970). О межледниковых флорах Вологодской области (по данным палинологического и палеокарпологического анализов). Бот. ж., 55, 2. — Краснов И. И. и Т. Д. Колесникова. (1967). Новые данные о межледниковых отложениях в бассейне Верхней Волги. Бюлл. Комисс. по изуч. четвертичн. периода, 33. — Марков К. К. (1939). Материалы к стратиграфии четвертичных отложений бассейна Верхней Волги. Тр. Верхневолжск. эксп., 1. — Марков К. К., А. А. Величко, П. И. Лазуков, В. А. Николаев. (1968). Плейстоцен. — Метельцева Е. П. (1968). Палеоботаническое изучение аллювиальных отложений Ростовской низины. В сб.: История развития растительного покрова центральных областей европейской части СССР в антропогене. — Соколова В. Б. и В. И. Хомутова. (1970). Средне- и нижнечетвертичные отложения центральной части Вологодской области. Бюлл. Комисс. по изуч. четвертичн. периода, 31. — Сукачев В. Н., Р. Н. Горлова, Е. П. Метельцева, А. К. Недосеева и Н. В. Чижиков. (1965). Новые данные о межледниковой флоре центральной части Русской равнины. Бюлл. МОИП, 1. — Сукачев В. Н., В. Т. Соколовская, И. А. Банникова. (1968). Новые данные о лихвинской флоре под Москвой. В сб.: История развития растительного покрова центральных областей европейской части СССР в антропогене. — Ушко К. А. (1959). Лихвинский (чекалинский) разрез межледниковых озерных отложений. В кн.: Ледниковый период на территории европейской части СССР и Сибири.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Лаборатория озероведения
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 29 VI 1971).

УДК *581.164 : 582.572.4 (479.2)*

Л. И. Ворсобина

О ПРИЧИНАХ БЕСПЛОДИЯ *STERNBERGIA LUTEA* (L.) ROEM. ET SCHULT.

С 3 таблицами рисунков

L. I. VORSOBINA. REASONS OF STERILITY IN *STERNBERGIA LUTEA* (L.) ROEM. ET SCHULT.

Приводятся результаты исследования процесса оплодотворения и раннего эмбриогенеза *Sternbergia lutea*. Выяснилось, что стерильность этого растения в условиях Тбилиси связана со следующими причинами: задержкой роста пыльцевых трубок в столбике; нарушениями процесса оплодотворения, выражающимися в аномалиях в поведении спермиев в зародышевом мешке; приостановкой развития и дегенерацией зигот, зародышей и эндосперма. На основе сравнения климатических условий Ленкорани (Азербайджан), где *S. lutea* не плодоносит, и Ирака, где наблюдается завязывание плодов, автор предполагает, что понижение температуры, наблюдающееся в период цветения штернбергии желтой в Закавказье, на краю ее ареала, является причиной бесплодия этого растения.

Sternbergia lutea (*Amaryllidaceae*) — луковичное растение. На территории Советского Союза она произрастает в Азербайджане и в горах Туркмении. В последнее время штернбергия желтая начинает использоваться как декоративное растение в Закавказье. Этот вид ценится из-за ярко-желтых цветков, которые появляются осенью (в конце сентября—октября), когда очень мало цветущих растений. Обильно цветущая штербергия как в чистых посадках, так и в сочетании с другими растениями может украсить улицы, сады и парки многих городов.

В Закавказье это растение является совершенно бесплодным. Несмотря на то что оно имеет крупные хорошо развитые энтомофильные цветки, которые охотно посещаются насекомыми опылителями, это растение никогда не образует здесь плодов и размножается только вегетативно.

Морфогенез *S. lutea* изучен достаточно полно благодаря работам Ирмиша (Irmisch, 1860), Г. Е. Капинос (1965) и З. Т. Артюшенко (1970). По эмбриологии этого растения имеются данные Капинос (1960, 1964, 1965). В основном это сведения по опылению, а также споро- и гаметогенезу; процессов же оплодотворения, эмбриогенеза и развития эндосперма автор почти не касается.

Для выяснения причин стерильности штернбергии желтой необходимо подробное изучение процессов оплодотворения и раннего эмбриогенеза, что и явилось целью нашей работы.

Сборы материала для исследования проводились осенью 1970 и 1971 гг. в отделе живой флоры Института ботаники АН Грузинской ССР в г. Тбилиси. Сотрудникам этого отдела выражаю благодарность за любезное представление материала.

Методика

Фиксации проводились темпорально. Использовались фиксаторы Навашина, Карнуа и FAA. Материал был обработан по принятой цитологической методике. Толщина срезов 21 мк. Препараты окрашивались по Фельгену с подкраской альциановым синим и гематоксилином Эрлиха. Рисунки изготовлены с помощью рисовального аппарата РА-4. Зрелые пыльцевые зерна проращивались на среде с 1% агар-агара и 10—15% сахара, после чего изготовлялись ацетокарминовые препараты.

Результаты исследования

Цветки у *Sternbergia lutea* 6-членные, обоеполые. Столбик возвышается над пыльниками. Рыльце головчатое. Завязь 3-гнездная, с 18—36 семяпочками (по 6—12 в каждом гнезде). Цветки энтомофильные, посещаются пчелами, шмелями и другими насекомыми. Массовое цветение наступает через 5—10 дней после распускания первых цветков и длится в течение 15—20 дней. Закладывающиеся в луковице цветочные почки развиваются неодновременно, вторая почка распускается в конце цветения первого цветка и т. д. Через 2—3 дня после раскрытия цветка рыльце буреет, затем увядает и околоцветник; завязь сохраняется дольше. Иногда она немного разрастается, но затем начинает желтеть и также увядает. Вследствие этого наблюдается массовая гибель завязей.

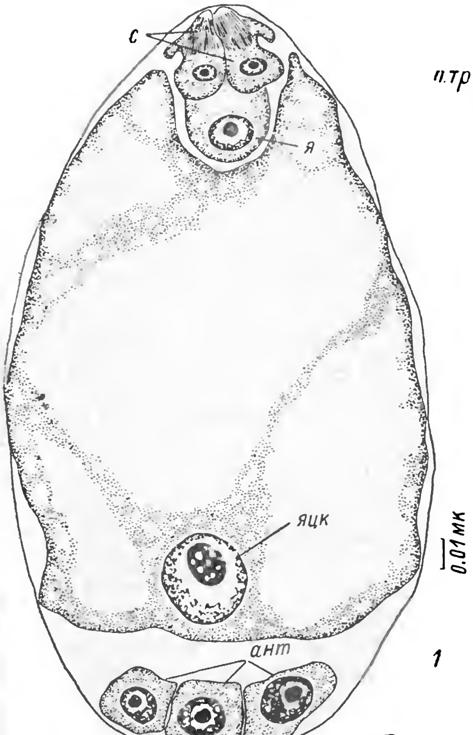
Как показали эмбриологические исследования, ко времени раскрывания цветка зародышевый мешок *S. lutea* достигает зрелого состояния и имеет нормальное строение. Элементы яйцевого аппарата хорошо дифференцированы. Яйцеклетка крупнее синергид и вдается внутрь зародышевого мешка. Синергиды имеют четко выраженный нитчатый аппарат. Ядро центральной клетки смещено к халазальному концу зародышевого мешка и лежит вблизи трех одноядерных антипод (табл. I, *1*).

В пыльниках во время цветения содержится 70—80% фертильных пыльцевых зерен (табл. I, *2а*). На искусственной среде при температуре 25—30° пыльца прорастает через 6—8 часов после посева (табл. I, *2б*). В природе в условиях Тбилиси пыльцевые трубки достигают зародышевого мешка через 2—3 суток; во многие семяпочки они не проникают совсем. Это является причиной последующей дегенерации примерно 40—50% зрелых зародышевых мешков.

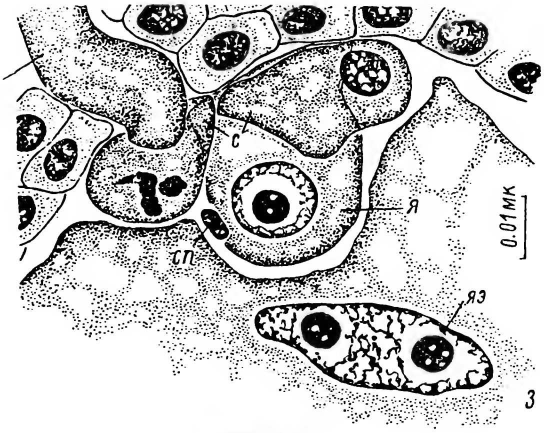
Пыльцевая трубка входит в зародышевый мешок через микропиле и попадает в одну из синергид, которая при этом деформируется. Вторая синергида часто остается неразрушенной и сохраняется довольно долго. Примерно в 70% случаев при проникновении пыльцевых трубок в зародышевый мешок расхождение спермиев к женским ядрам проходит нормально. Но довольно часто наблюдается задержка одного из спермиев в синергиде, либо вблизи яйцеклетки (табл. I, *3*). При этом эндосперм обычно развивается, хотя яйцеклетка дегенерирует (табл. I, *4*). Иногда наблюдается вхождение обоих спермиев в яйцеклетку (табл. I, *5*). В этом случае происходит дегенерация неоплодотворенного ядра центральной клетки, которая сопровождается его деформацией, густой хроматизацией и появлением большого числа ядрышек.

Таблица I

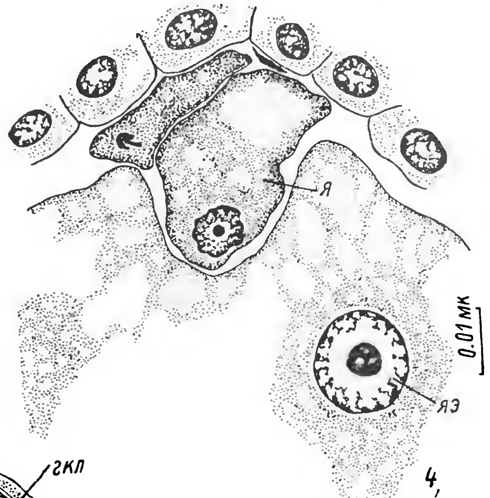
Зародышевый мешок, пыльцевые зерна и процесс оплодотворения у *Sternbergia lutea*.
1 — зародышевый мешок ко времени раскрывания цветка; *2а* — зрелое пыльцевое зерно, *2б* — прорастающее пыльцевое зерно; *3* — в синергиду проникла пыльцевая трубка, видны остатки ее ядра и вегетативного ядра пыльцевой трубки; один из спермиев задержался вблизи яйцеклетки, эндосперм 6-ядерный (изображено одно ядро); *4* — дегенерирующая яйцеклетка и 4-ядерный эндосперм через 5 суток после опыления (изображено одно ядро эндосперма); *5* — яйцеклетка, в которую проникло 2 спермия, один из них сливается с ядром яйцеклетки; неоплодотворенное центральное ядро дегенерирует; *6* — дегенерирующая зигота и ядро нормально развивающегося эндосперма. Условные обозначения ко всем таблицам: *ант* — антиподы, *вя* — вегетативное ядро, *гкл* — генеративная клетка, *з* — зигота, *мк* — микропилярная клетка эндосперма, *птр* — пыльцевая трубка, с — синергида, *сп* — спермий, *хк* — халазальная клетка эндосперма, *яцк* — ядро центральной клетки зародышевого мешка, *я* — яйцеклетка, *яэ* — ядро эндосперма.


с
я
яцк
0.01мк
ант

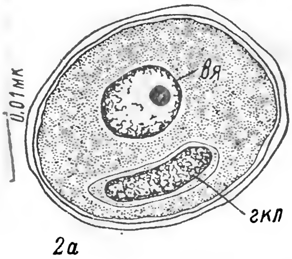
1


п.тр
с
я
0.01мк
сп
яэ

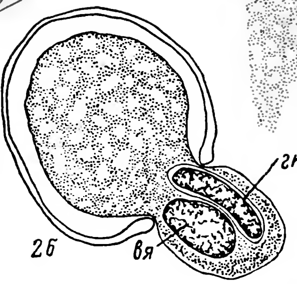
3


я
0.01мк
яэ

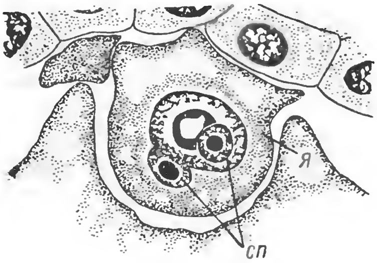
4,

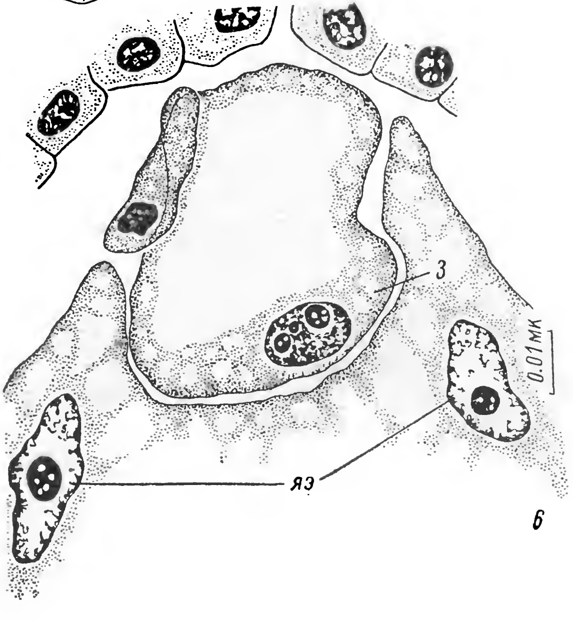

0.01мк
вя
гкл

2а

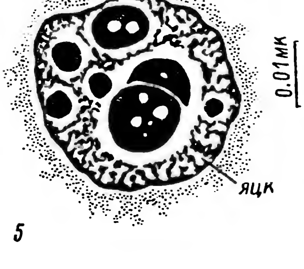

гкл
вя

2б


я
сп


3
0.01мк
яэ

6


0.01мк
яцк

5

В тех случаях, когда спермии вносятся пыльцевой трубкой в зародышевый мешок, они расходятся к женским ядрам. Один из них проникает в яйцеклетку и сливается с ее ядром (табл. III, *1*). При этом выделяется маленькое ядрышко, которое по мере объединения ядер увеличивается и достигает величины ядрышка яйцеклетки (табл. III, *2*). Затем происходит их объединение в одно более крупное ядрышко. Зигота к этому времени разрастается и еще больше вдается внутрь зародышевого мешка.

Второй спермий, преодолев значительное расстояние, приближается к ядру центральной клетки, находящемуся вблизи антипод, и сливается с ним (табл. II, *1*); в месте его погружения выделяется ядрышко. К этому времени первичное ядро эндосперма увеличивается в размерах, в нем появляется характерная хроматизация (табл. II, *2*).

Первое деление зиготы происходит значительно позднее, чем деление первичного ядра эндосперма. Иногда можно видеть еще не разделившуюся зиготу и до 60 ядер эндосперма (табл. II, *5*).

Деление первичного ядра эндосперма проходит в халазальной части зародышевого мешка (табл. II, *3*), в результате чего образуются 2 клетки разной величины. Ядро крупной, микропилярной, клетки эндосперма делится раньше. Ко времени образования в ней 2—4 ядер ядро халазальной клетки находится еще в метафазе первого деления (табл. II, *4*). Затем происходят интенсивные ядерные деления без заложения клеточных перегородок в обеих клетках, причем в меньшей, халазальной, они идут синхронно (табл. II, *5*). Таким образом возникают 2 многоядерные клетки (ценоциты); их ядра располагаются в постенном слое цитоплазмы, тогда как центральную часть их занимают большие вакуоли. Следовательно, образование эндосперма у *S. lutea* идет по типу Helobia, или базальному, характерному для других *Amaryllidaceae* (Schnarf, 1929; Swamy, 1946; Stenar, 1951; Swamy a. Parameswaran, 1963).

Ко времени образования в микропилярной клетке эндосперма 8—10 ядер начинается первое деление зиготы (табл. III, *3*). Заложение поперечной перегородки приводит к образованию 2-клеточного проэмбрио, состоящего из клеток ca и cb (табл. III, *4*). Второе деление чаще всего происходит в апикальной клетке ca в направлении, перпендикулярном первому. Затем делится базальная клетка cb в поперечном направлении, образуя клетки c и m. В результате возникает 4-клеточный Т-образный предзародыш (табл. II, *5*). На следующей стадии средняя клетка m делится вдоль его длинной оси, а 2 апикальные клетки делятся косыми перегородками, образуя тетраэдр (табл. III, *6*). Таким образом, первые этапы деления проэмбрио идут нормально и дают основание предполагать, что зародыш развивается по I мегархитипу серии A по классификации Суэжа (Souèges, 1938; Яковлев, 1958).

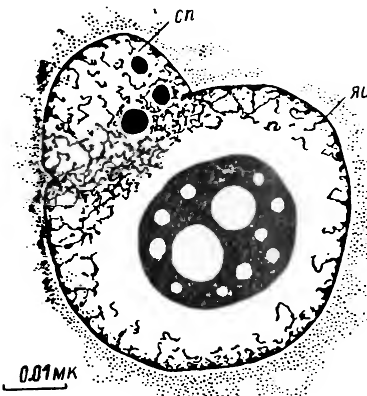
Однако на 8-, 10-клеточной стадии развитие зародыша прекращается, и примерно через 26 суток после опыления происходит дегенерация и зародыша, и эндосперма. В некоторых случаях дегенерация зародышей наблюдается на более ранних стадиях (2-, 4-клеточных). Часто дегенерируют также зиготы (табл. I, *6*). Максимальное число ядер в обеих клетках эндосперма не превышает 350—400; затем он отмирает, не перейдя в клеточную стадию.

Итак, как показали наши эмбриологические исследования, стерильность *S. lutea* обусловлена следующими причинами: 1) в части зародышевых мешков отсутствует оплодотворение вследствие того, что в них не входят пыльцевые трубки; 2) наблюдаются нарушения процесса оплодотворения вследствие аномалий в поведении спермиев в зародышевом мешке;

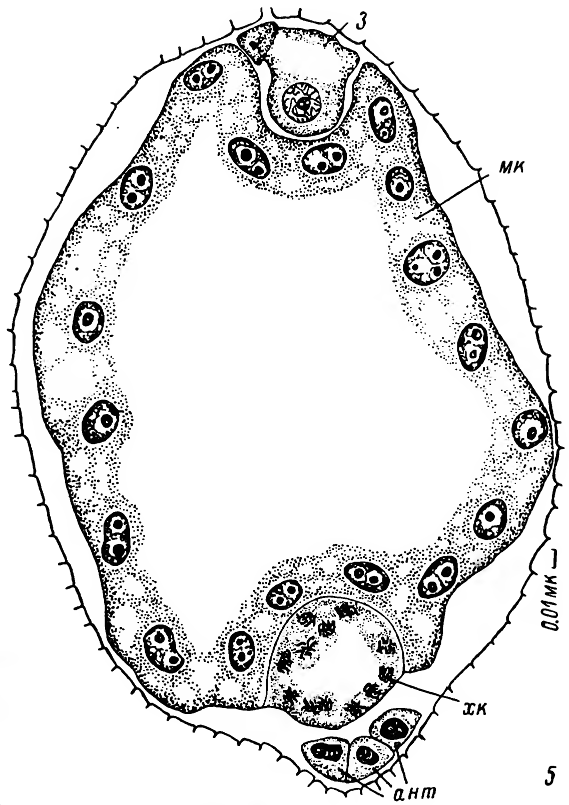
Таблица II

Развитие базального эндосперма *Sternbergia lutea*.

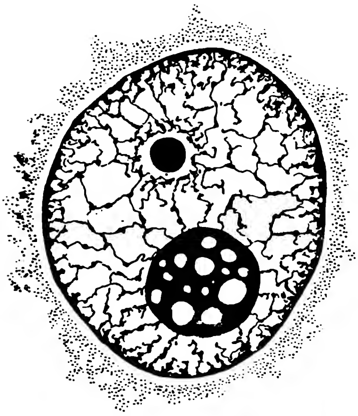
1 — спермий в контакте с центральным ядром зародышевого мешка; *2* — первичное ядро эндосперма; *3* — деление первичного ядра эндосперма в халазальной части зародышевого мешка; *4* — халазальная клетка базального эндосперма в метафазе, микропилярная клетка эндосперма 2-ядерная; *5* — эндосперм на более позднем этапе развития.



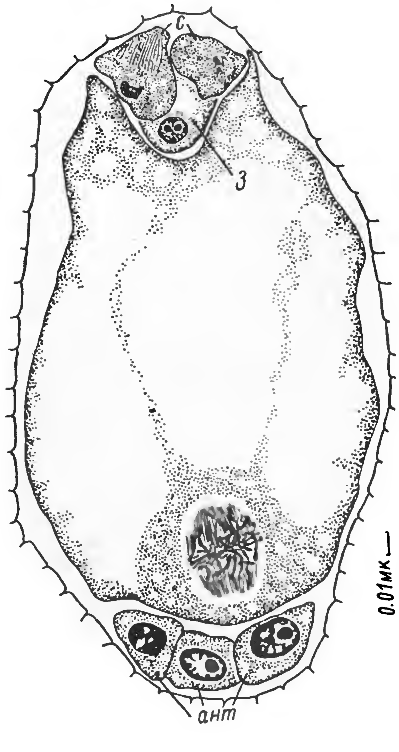
1



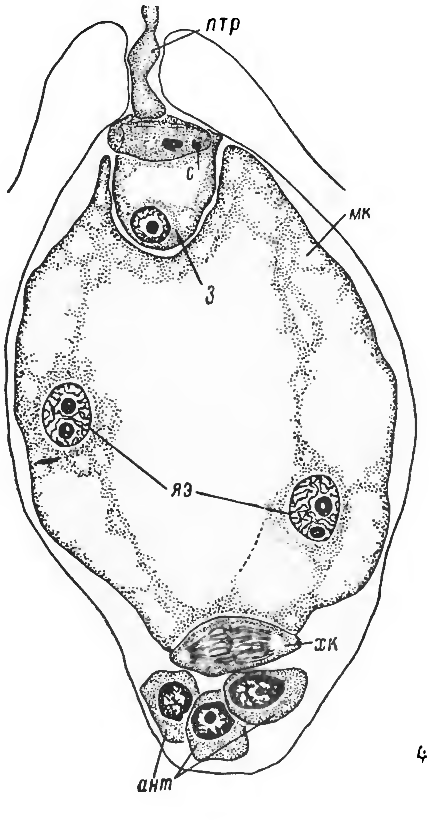
5



2



3



4

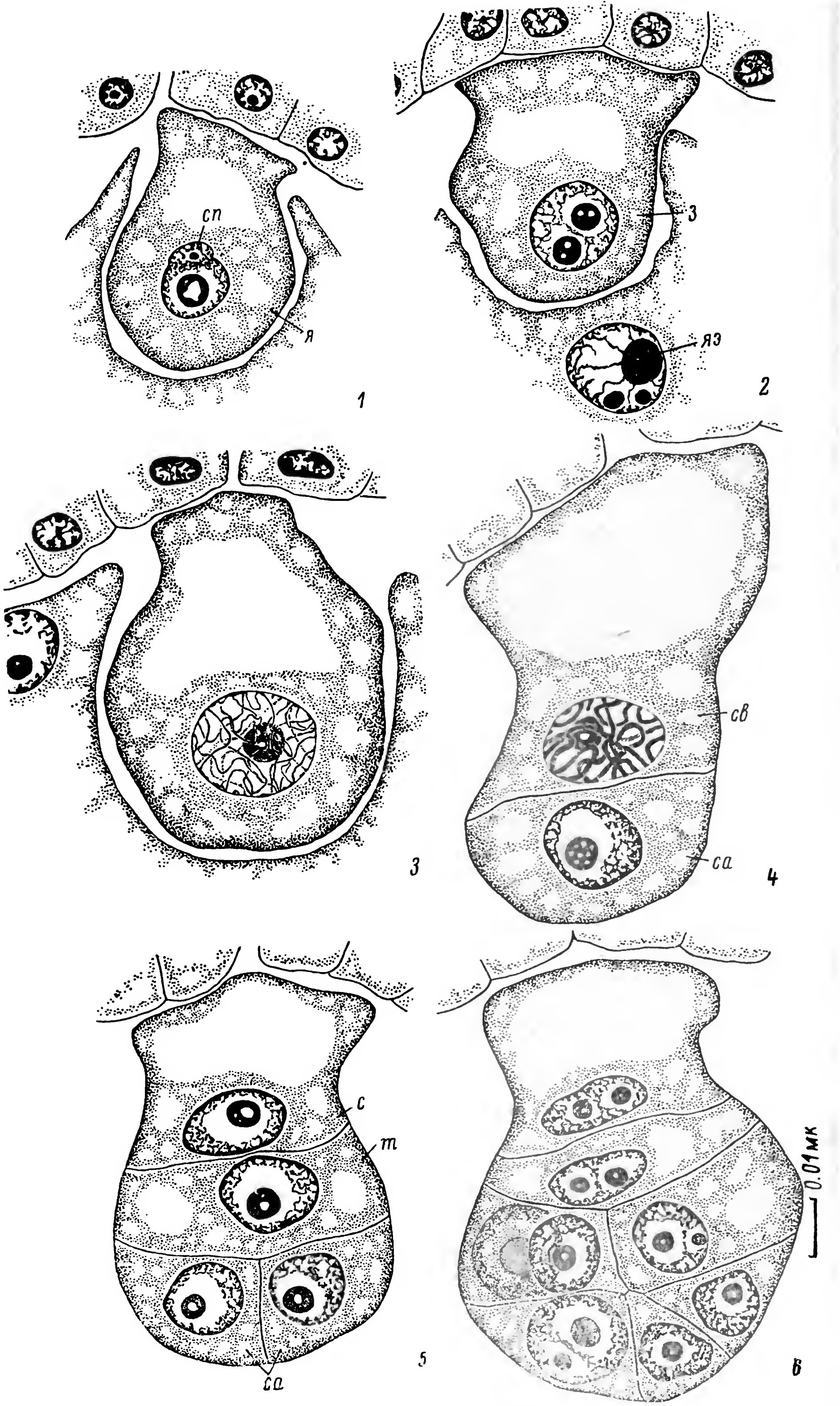


Таблица III

Развитие проэмбрио *Sternbergia lutea.*

1 — яйцеклетка, спермий находится в контакте с ее ядром; *2* — зигота, с 2 ядрышками, *3* — зигота в профазе; *4* — 2-клеточный проэмбрио; *5* — 4-клеточный проэмбрио; *6* — 8-клеточный проэмбрио.

3) происходит дегенерация зигот, или развитие зародышей прекращается на 2-, 4-клеточных стадиях; 4) происходит дегенерация зародыша и эндосперма на более поздних этапах их развития.

Обсуждение

Штернбергия желтая имеет довольно обширный и разорванный ареал. Она произрастает в горной Туркмении, Ираке, Закавказье, Италии, Греции, Югославии, на юге Франции и в Испании. Сведения об отсутствии плодов у *S. lutea* относятся главным образом к растениям, произрастающим в естественных условиях на территории Советского Союза (Азербайджан и горная Туркмения). Не образует семян также штернбергия желтая, культивируемая в Тбилиси и Никитском ботаническом саду (в Крыму).

В недавно опубликованной «Флоре Ирана» (Wendelbo, 1970) в описании *S. lutea*, произрастающей в предгорьях Ирака, упоминаются плоды. По-видимому, в этих районах данный вид плодоносит.

При сопоставлении климатических условий предгорий Ирака (Мозул) и Азербайджана (Ленкорань) — областей естественного произрастания *S. lutea* — привлекает внимание различие в температурных режимах этих областей в период цветения растений этого вида (конец сентября—октябрь). Если в предгорьях Ирака среднемесячная температура в этот период равна 25—30°, а максимальная — достигает 35—40° (Flora of Iraq, 1966), то в предгорьях Ленкорани в это время среднемесячная температура составляет лишь 14—18° (Климат Азербайджана, 1968). Имеются отличия также и в ночных температурах. Если в Ираке среднемесячные ночные температуры в сентябре—октябре равны 13—16°, то в предгорьях Ленкорани ночные температуры в сентябре равны в среднем 12°, а в октябре — лишь 7.2°.

Кроме того, в Ираке указанный период года характеризуется сухой погодой и постепенным увеличением влажности воздуха (после очень сухого лета начинаются дожди, и кривая влажности медленно поднимается вверх). Эти условия, вероятно, являются оптимальными для опыления, оплодотворения и эмбриогенеза *S. lutea*. В Ленкорани же в период цветения *S. lutea* с северо-востока через Каспийское море начинают поступать холодные воздушные массы. Начинается период длительных дождей. Максимальное количество осадков в Ленкоранской области выпадает в октябре—марте (Климат Азербайджана, 1968). Сочетание повышенной влажности с относительно невысокой температурой, вероятно, неблагоприятно для опыления и завязывания плодов штернбергии желтой.

Как показали исследования Е. Н. Герасимовой-Навашиной с сотрудниками (1968), пониженные температуры в период цветения *Crepis capillaris* задерживают у этого растения прорастание пыльцы и рост пыльцевых трубок в тканях пестика. В случае проникновения пыльцевых трубок в зародышевый мешок наблюдаются аномалии в поведении спермиев, выражающиеся в задержке обоих спермиев или одного из них в синергиде. Это приводит к тому, что объединения гамет не происходит или оплодотворяется лишь одно из женских ядер.

Нарушения процесса оплодотворения при пониженных температурах наблюдала также Т. Н. Наумова у *Euonymus macroptera* и *E. planipes*.

Ранний эмбриогенез и развитие эндосперма, как и процесс оплодотворения, также весьма подвержены воздействиям пониженной температуры (Поддубная-Арнольди, 1964).

Сопоставляя эти данные с результатами нашего исследования, можно предположить, что наблюдавшиеся нами нарушения процессов оплодотворения и эмбриогенеза у *S. lutea* также обусловлены пониженной температурой в период цветения. Когда понижение температуры наблюдается в момент прорастания пыльцевых трубок, они не проникают в зародышевый мешок и последний отмирает неоплодотворенным. Если похолодание наступает несколько позднее, пыльцевые трубки проникают в зародышевые мешки, но спермии не вносятся ими достаточно глубоко в синергиду, и не может произойти нормальное расхождение их к женским ядрам. Если более или менее благоприятная для цветения температура (20—25°) сохраняется довольно долго, происходит оплодотворение и начинается эмбриогенез и развитие эндосперма. Но вследствие понижения ночных температур в октябре начинается дегенерация большинства зигот и 2-, 4-клеточных зародышей. При более значительном понижении температуры, что имеет место в Закавказье в конце октября, дегенерируют зародыши и эндосперм на более позднем этапе их развития. Мы наблюдали подобные дегенерации 28 октября, через 26 суток после опыления.

S. lutea на Кавказе и горной Туркмении находится на северных пределах своего распространения. Поэтому можно предположить, что условия здесь не являются благоприятными для ее плодоношения. В районах культивирования штернбергии желтой (Апшерон, Крым, Тбилиси) условия еще менее благоприятные, вследствие чего она становится стерильной, а семенное размножение у нее полностью заменяется вегетативным.

Считаю своим приятным долгом выразить глубокую благодарность М. П. Солнцевой за руководство работой и постоянное внимание к ней.

ЛИТЕРАТУРА

Артюшенко З. Т. (1970). Амариллисовые СССР. — Герасимова-Навашина Е. Н., Р. Н. Капил, С. Н. Коробова и Г. И. Савина. (1968). Процесс двойного оплодотворения при пониженных температурах. Бот. ж., 53, 5. — Капинос Г. Е. (1960). Цветение, опыление и эмбриология *Sternbergia lutea* (L.) Ker.-Gawl. и *St. fischeriana* (Herb.) Roem. Бот. ж., 45, 7. — Капинос Г. Е. (1964). Биология цветения и эмбриология *Sternbergia lutea* (L.) Ker.-Gawl. и *S. fischeriana* (Herb.) Roem. В сб.: Современные проблемы эмбриологии. — Капинос Г. Е. (1965). Биологические закономерности развития луковичных и клубнелуковичных растений на Апшероне. — Климат Азербайджана. (1968). — Ковачев И. (1964). К систематике и эволюции рода *Sternbergia*. Докл. Болгарск. Акад. наук, 17, 3. — Наумова Т. Н. (1970). Полиэмбриония у *Euonymus macroptera* Rupr. и *E. planipes* (Koehne) Koehne. Бот. ж., 55, 9. — Поддубная-Арнольди В. А. (1964). Общая эмбриология покрытосеменных растений. — Флора Туркмении. (1932). I, 2. — Яковлев М. С. (1958). Принципы выделения основных эмбриональных типов и их значение для филогении покрытосеменных. В сб.: Проблемы ботаники, 3. — Irmisch T. (1860). Beiträge zur Morphologie der Amaryllideen. — Flora of Iraq. (1966). 1. — Schnarf R. (1929). Embryologie der Angiospermen, II, 2. 10/2. — Souèges R. (1938). Embryogenie et classification, 1. — Stenar H. (1951). Zur Embryologie der Gattung *Phaedranassa* nebst einer Übersicht über den Endosperm. Bot. Notiser, 3.—Swamy B. (1946). Development of endosperm in *Zephyranthes andresonii*. Proc. Nat. Inst. Sci. India, 12.— Swamy B. a. N. Parameswaran. (1963). The helobial endosperm. Biol. rew., 38, 1. — Wendelbo P. (1970). Flora Iranica, No 67/30, 1.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 12 IV 1972).

УДК 581.49 : 581.821 : 582.542

М. П. Жигар

МОРФОЛОГИЯ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПОР В НАРУЖНЫХ СТЕНКАХ КЛЕТОК ЭПИДЕРМИСА ЗЛАКОВ

С 1 рисунком и 2 таблицами рисунков

M. P. GIGAR. THE MORPHOLOGY AND DISTRIBUTION OF PORES IN THE OUTER WALLS OF EPIDERMAL CELLS OF GRASSES

Проведено изучение эпидермиса надземных органов злаков, произрастающих в различных экологических условиях. В клетках эпидермиса многих злаков отмечено наличие своеобразной структуры — пор, пронизывающих их наружные оболочки. Выявлено различие пор по форме и длине порового канала, по их положению в эпидермальной клетке. Большая пористость отмечена у тех участков органов, которые непосредственно соприкасаются с внешней средой (наружный эпидермис листового влагалища, верхняя часть стебля, абаксиальный эпидермис чешуй соцветия). Поры обычно отсутствуют в участках органов, не имеющих непосредственной связи с внешней средой (внутренний эпидермис листового влагалища и цветковых чешуй, нижняя часть междоузлия стебля). Отмечена корреляция числа пор и толщины наружной эпидермальной оболочки. Показано также, что у ксероморфных видов пористость наружных стенок клеток эпидермиса развита значительно сильнее по сравнению с мезофитами.

Эпидермис — защитная ткань. Он предохраняет растение от иссушения, механических повреждений, проникновения грибов-паразитов и т. д. Выполнение такого рода функций наложило определенный отпечаток на строение его клеток и особенно их наружных стенок. Они, как правило, сильно утолщены, покрыты кутикулой и отложениями воска. Тем не менее известно, что наружные стенки эпидермальных клеток довольно проницаемы для воды, различных солей, газов (Arens, 1934; Tukey и др., 1958; Дорохов, 1964, 1967). На этом свойстве эпидермальной ткани основаны, в частности, такие сельскохозяйственные приемы, как внекорневые подкормки, применение гербицидов и т. п.

Однако механизм проникновения веществ через внешние стенки клеток эпидермиса до настоящего времени остается неясным. В этом отношении большой интерес представляет изучение одной из особенностей структуры эпидермальных клеток — пор, пронизывающих их наружные стенки.

В литературе уже указывалось на наличие пор в наружных стенках клеток эпидермиса у растений, принадлежащих к различным систематическим группам (Mettenius, 1864; Kraus, 1865—1866; Ambronn, 1884; Linsbauer, 1930; Петрова, 1958; Мирославов, 1962, 1970; Napp-Zinn, 1966). Однако во всех этих работах авторы ограничиваются лишь констатацией наличия пор во внешних стенках эпидермальных клеток тех или иных органов растения. Их функциональное значение остается неизвестным.

С целью выяснения возможной функции этих структур нами проведено изучение строения и распределения пор в наружных оболочках клеток эпидермиса надземных органов у 52 видов злаков, произрастающих в различных экологических условиях, и поставлены некоторые физиологические опыты по изучению роли пор в водном режиме растения.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Объектами исследования были растения сем. *Gramineae*, произрастающие в условиях Брестской области (БССР), окрестностях г. Ташкента (УзССР) и г. Алма-Аты (КазССР). Растения собирались в фазе цветения или начала формирования зерновок, фиксировались в 70% спирте. У 7 видов — *Leymus racemosus* (Lam.) Tzvel., *L. angustus* (Trin.) Pilg., *Achnatherum splendens* (Trin.) Nevski, *Milium effusum* L., *Poa annua* L., *Hordeum vulgare* L. и *Triticum aestivum* L. мы изучали эпидермис надземных органов. Изучен характер пористости эпидермиса листьев различных ярусов — верхнего, среднего и нижнего; при этом брались участки из верхней, средней и нижней частей как листовой пластинки, так и влагалища, проводилось исследование эпидермиса абаксиальной и адаксиальной сторон.

Подсчитывалось количество пор в наружных стенках клеток эпидермиса, находящихся над проводящими пучками и над хлоренхимой, а у листьев также по краю листовой пластинки. Эпидермис стебля исследовался в верхней, средней и нижней трети верхнего, среднего и нижнего междоузлий. Изучалась пористость наружных стенок эпидермиса абаксиальной и адаксиальной сторон колосковой и цветковых чешуй, расположенных в средней части соцветия.

У 45 видов подсчитывалось число пор в наружных стенках клеток абаксиального эпидермиса средней части листовой пластинки и влагалища листа среднего яруса.

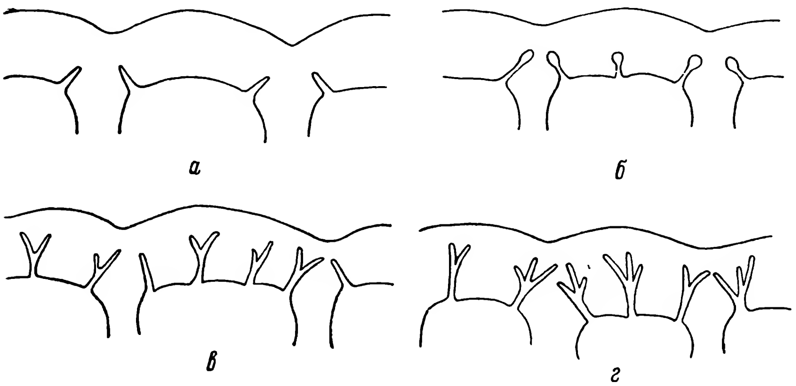
Для количественных исследований мы брали по 10 экземпляров растений каждого вида. Количество пор подсчитывалось на 0.01 мм^2. Изучение возможного участия пор наружных оболочек клеток эпидермиса в транспирации проведено по методу, предложенному Штруггером (1953). У двух растений — *Leymus racemosus* и *Secale cereale* — листья вместе с влагалищами отделяли бритвой под водой и срезанным концом ставили в водный раствор сульфата берберина (1 : 50). После полуторачасового пребывания в этом растворе объект изучали в люминесцентном микроскопе. Этот метод очень наглядно показывает места наиболее сильной транспирации.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Типы пор

Изучение пористости наружных стенок клеток эпидермиса на массовом материале позволяет выделить несколько типов пор.

По форме поровых каналов поры наружных стенок клеток эпидермиса злаков можно подразделить на простые, булавовидные и ветвистые (рисунок). Простыми порами мы называем такие, у которых поровый канал имеет приблизительно одинаковый диаметр на всем протяжении (рисунок, *а*). Такие поры характерны для эпидермиса листовых пластинок, верхней и средней части листового влагалища, стебля, колосковых и цветковых чешуй большинства изученных нами злаков.



Типы пор на поперечном срезе наружной оболочки клеток эпидермиса.

а — простые поры, лист *Festuca ovina* L.; *б* — булавовидные поры, лист *Leymus racemosus* (Lam.) Tzvel.; *в* — ветвистые поры, влагалище листа *Zea mays* L.; *г* — ветвистые поры, базальная часть влагалища листа *Achnatherum splendens* (Trin.) Nevski.

Булавовидные поры характеризуются расширением апикальной части порового канала (рисунок, *б*). Они отмечены нами у эпидермиса базальной части листовых влагалищ *Stipa pennata* L., *Festuca duriuscula* L., *Saccharum spontaneum* L., *Vulpia ciliata* (Danth.) Link, *Leymus angustus*, *Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv., у нижнего эпидермиса основания листа *Leymus racemosus*, у колосковой чешуи *L. angustus*.

У ветвистых пор поровые каналы разветвляются. Они образуют две ветви (рисунок, *в*) у абаксиального эпидермиса листовых влагалищ *Tripsacum dactyloides* L., *Festuca ovina* L., *Zea mays* L. У *Achnatherum splendens*, *Leymus racemosus* и *L. angustus* поровые каналы, пронизывающие наружные стенки клеток эпидермиса базальной части листовых влагалищ, разветвляются многократно (рисунок, *г*).

В различных участках органа одного и того же растения форма поровых каналов может быть различной. Так, у *Leymus angustus* поровые каналы в эпидермисе нижней части влагалища ветвистые, а в верхней не ветвятся; у *L. racemosus* только в нижней части листового влагалища поровые каналы имеют расширения в апикальной части; у наружного эпидермиса в нижней части влагалища *Achnatherum splendens* внешняя стенка пронизана порами, разветвляющимися многократно. Кроме того, разветвленные поры характерны в основном для наружных стенок клеток эпидермиса, расположенных над хлоренхимой; поровые каналы в наружной стенке эпидермиса над проводящими пучками обычно не ветвятся.

В пределах клетки поры различаются по положению. Одни из них приурочены к краевым участкам наружной стенки клеток эпидермиса — это краевые поры. При рассматривании эпидермиса с поверхности они имеют вид двойных рядов, идущих по обеим сторонам антиклинальных стенок (табл. I, II, см. вклейку в конце номера). На поперечном разрезе их поровые каналы проходят косо наружу в углах клеток (рисунок).

Кроме краевых, в наружных стенках клеток эпидермиса некоторых злаков встречаются также поры, пронизывающие остальную часть наружной стенки — центральные поры (табл. I, II).

Протяженность поровых каналов тоже различна. В листовых влагалищах поровые каналы внедряются в наружную эпидермальную оболочку иногда на $^3/_4$ ее толщины — у *Festuca sulcata* (Hack.) Nym., *F. duriuscula*, *Stipa kirghisorum* P. Smirn., *Arundo donax* L., *Sorghum halapense* (L.) Pers., *Leymus angustus*, *L. racemosus*, *Saccharum spontaneum* и других видов, иногда до половины — у *Triticum aestivum* L., *Agropyron repens* (L.) Beauv., *Anthoxanthum odoratum* L., *Secale cereale* L. и др. Протяженность поровых каналов в наружных оболочках эпидермиса пластинки листа меньше, чем у листовых влагалищ.

Распределение пор

Эпидермис адаксиальной стороны листовой пластинки

По характеру пористости наружных стенок клеток эпидермиса адаксиальной стороны листа все изученные нами растения можно разбить на 3 группы. К одной из них мы относим виды, у которых поры в наружных стенках клеток эпидермиса отсутствуют; это — *Poa annua* L., *P. nemoralis* L., *Milium effusum* L., *Hordeum vulgare* L., *Avena sativa* L., *Bromus mollis* L., *Zerna inermis* (Leyss.) Lindm., *Echinochloa crus-galli* L. и др. У злаков второй группы — *Agropyron repens*, *Dactylis glomerata* L., *Festuca sulcata* и других — поры в наружных стенках эпидермальных клеток встречаются лишь по краю листовой пластинки. В остальных участках листовой пластинки описываемые структуры не наблюдаются. И наконец, к третьей группе отнесены виды, у которых поры встречаются во всех участках листовой пластинки: *Secale cereale*, *Deschampsia caespitosa*, *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *Leymus angustus*, *Achnatherum splendens*, *Poa compressa* L. и др. При этом более густо они располагаются по краю листовой пластинки, над жилками (табл. 1) и у основания листа. Так, например, у *Leymus racemosus* в апикальной части пластинки верхнего листа на 0.01 мм^2 находится 108±12 пор, а в базальной части пластинки листа — 260±30 пор. Следует указать, что в тех местах, где поры располагаются гуще, толщина наружных стенок клеток эпидермиса больше. Исключение составляют моторные клетки. У них пор нет, хотя толщина наружных оболочек достигает порой 10 мк (*Leymus angustus*). Наружные стенки эпидермальных клеток листьев верхних ярусов имеют более развитую пористость по сравнению с нижними. Так, у *Achnatherum splendens* 0.01 мм^2 эпидермиса, расположенного над мезофиллом в базальной части самого нижнего листа, пронизывает 330±25 пор, а на таком же участке верхнего листа находится 435±21 пор; у *Leymus angustus* в нижнем листе на 0.01 мм^2 200±19, а в верхнем 286±23 пор.

Эпидермис абаксиальной стороны листовой пластинки

Закономерности размещения пор в наружных стенках клеток эпидермиса абаксиальной стороны листа в основном те же, что и у адаксиальной. Большее число пор обнаруживается у основания листовой пла-

ТАБЛИЦА 1

Число пор и толщина наружных стенок клеток эпидермиса средней части пластинки верхнего листа

Вид	Количество краевых пор на 0.01 мм^2			Толщина оболочки в мк		
	над жилками	между жилками	по краю листа	над жилками	между жилками	по краю листа
			Верхний эпидермис			
Leymus racemosus	214±19	Пор нет	239±12	4.2±0.3	3.7±0.5	4.3±0.4
L. angustus	302±12	189±37	330±36	4.8±0.5	4.4±0.5	4.6±0.6
Achnatherum splendens	378±95	208±33	407±87	5.4±0.5	3.8±0.4	4.9±0.4
Triticum aestivum	200±19	Пор нет	221±11	2.3±0.4	1.9±0.2	2.0±0.3
Milium effusum	Пор нет	» »	Пор нет	1.9±0.1	1.6±0.4	1.9±0.1
			Нижний эпидермис			
Leymus racemosus	313±23	251±27	298±23	5.7±0.4	5.0±0.3	5.0±0.4
L. angustus	369±36	324±22	348±11	6.9±0.9	6.6±0.5	5.8±0.4
Achnatherum splendens	435±80	463±27	578±92	6.8±0.5	6.4±0.8	6.2±0.7
Triticum aestivum	279±11	125±13	237±15	4.5±0.2	3.9±0.4	4.0±0.1
Milium effusum	Пор нет	Пор нет	Пор нет	2.2±0.2	2.1±0.2	2.3±0.3

стинки, над жилками, по краю листа (табл. 1). Количество пор в наружной стенке клеток нижнего эпидермиса также зависит от положения листа на стебле. Листья верхнего яруса содержат описываемых структур гораздо больше, чем нижние листья (табл. 2). Толщина наружной эпидермальной стенки у листьев верхнего яруса тоже больше.

ТАБЛИЦА 2

Число пор и толщина наружных стенок клеток эпидермиса, расположенных над мезофиллом абаксиальной стороны средней части листовой пластинки

Вид	Число пор на 0.01 мм^2		Толщина оболочки в мк
	центральные	краевые	
		Верхний ярус	
Leymus racemosus	Пор нет	251±27	5.0±0.3
L. angustus	26±2	324±22	5.8±0.5
Achnatherum splendens	11±6	435±27	6.9±0.8
Triticum aestivum (Ср. Азия)	Пор нет	258±18	4.9±0.2
» » (БССР)	» »	126±13	4.0±0.4
		Средний ярус	
Leymus racemosus	Пор нет	232±11	4.4±0.4
L. angustus	6±4	264±12	5.5±0.3
Achnatherum splendens	2±1	401±14	6.4±0.4
Triticum aestivum (Ср. Азия)	Пор нет	133±31	3.9±0.2
» » (БССР)	» »	Пор нет	3.4±0.4
		Нижний ярус	
Leymus racemosus	Пор нет	228±11	3.5±0.3
L. angustus	» »	250±25	5.1±0.4
Achnatherum splendens	» »	352±39	6.0±0.2
Triticum aestivum (Ср. Азия)	» »	Пор нет	3.0±0.4
» » (БССР)	» »	» »	2.3±0.4

Сравнительное изучение числа пор в наружных стенках клеток абаксиального и адаксиального эпидермиса листа злаков позволяет считать их образованиями, более характерными для нижнего эпидермиса. Так, на 0.01 мм^2 нижнего эпидермиса листа пор гораздо больше, чем у верхнего эпидермиса (табл. 1). Кроме того, в наружных стенках клеток адаксиального эпидермиса листьев многих изученных нами злаков — *Hordeum vulgare*, *H. leporinum* Link, *Avena sativa* L., *Vulpia ciliata*, *Eragrostis abyssinica* Link, видов *Festuca*, *Alopecurus*, *Bromus* и других — описываемые структуры не наблюдались, но в нижнем эпидермисе этих растений встречались в большом числе.

Эпидермис абаксиальной стороны листового влагалища

Наружные стенки клеток абаксиального эпидермиса влагалища листа пронизываются краевыми, а также центральными порами, встречающимися здесь чаще, чем в листовых пластинках (табл. I и II, табл. 3).

Большее количество пор характерно для эпидермиса, покрывающего базальную часть влагалища листа. Толщина оболочки здесь также наибольшая. Так, у *Leymus racemosus* в верхней части влагалища верхнего листа на 0.01 мм^2 эпидермиса между жилками находится 241±11 краевых и 22±8 центральных пор, в средней части влагалища соответственно — 243±16 и 6±4, в нижней части — 304±16 и 10±5; толщина наружной стенки в верхней части влагалища равна 6.7±0.5 мк, в средней части — 7.8±0.3 мк и в нижней — 9.6±0.4 мк. Подтверждением сказанному является также и то, что у некоторых мезофитных злаков (*Poa annua*, *P. nemoralis*, *Dactylis glomerata* L., *Hordeum vulgare*) эпидермальные клетки верхнего и среднего участков листового влагалища лишены пор, пронизывающих их внешнюю стенку, но в нижнем, наиболее толстостенном, участке листового влагалища они присутствуют в большом количестве (188±21 на 0.01 мм^2 у *Dactylis glomerata*). Исключение составляет ряд среднеазиатских злаков (*Leymus angustus*, *Triticum aestivum*, *Phragmites communis*, *Achnatherum splendens*), у которых в эпидермальных клетках апикальной части влагалища верхнего листа больше описываемых структур, чем в средней части того же влагалища (табл. 3).

Для эпидермиса влагалища верхнего листа нами отмечено больше пор, чем для нижнего. У *Achnatherum splendens*, например, над хлоренхимой в базальной части влагалища самого нижнего листа на 0.01 мм^2 наружной оболочки находится 506±18 пор, а в соответствующем участке влагалища верхнего листа 709±23 пор.

Эпидермис адаксиальной стороны листового влагалища

Из всех изученных нами злаков лишь клетки внутреннего эпидермиса влагалища *Tripsacum dactyloides* и *Saccharum spontaneum* характеризуются присутствием краевых пор (123±12 на 0.01 мм^2 у сахарного тростника). У остальных злаков пор здесь не отмечено, хотя в некоторых случаях наружные стенки клеток внутреннего эпидермиса листового влагалища достигали большой толщины — 9 мк у *Leymus angustus*, 8 мк у *Achnatherum splendens.*

Междоузлие стебля

Наружные стенки клеток эпидермиса стебля с порами. Число их в различных участках междоузлия неодинаково. Большее количество пор характерно для верхней части междоузлия. Поры здесь двух типов — краевые и центральные. Например, у *Leymus angustus* здесь на 0.01 мм^2 342±22 краевых и 53±5 центральных пор; в средней трети междоузлия — 316±18 краевых и 40±32 центральных пор; в нижней части междоузлий краевые поры отсутствуют, но в наружных стенках клеток эпидермиса нижней части междоузлия некоторых ксерофитных злаков (*Achnatherum splendens*, *Leymus angustus*) очень много центральных пор. В отдельных

ТАБЛИЦА 3

Число пор и толщина наружных стенок клеток эпидермиса, расположенных над хлоренхимой абаксиальной стороны влагалища листа среднего яруса

Вид	Часть влагалища	Число пор на 0.01 мм²		Толщина наружной оболочки в мк
		краевых	центральных	
Leymus racemosus	Верхняя часть			
	Над пучками . . .	324±17	Пор нет	5.7±0.3
	Между пучками .	241±11	22±8	6.7±0.5
	Средняя часть			
	Над пучками . . .	Пор нет	Пор нет	6.4±0.4
	Между пучками .	243±16	6±4	7.8±0.3
	Нижняя часть			
	Над пучками . .	Пор нет	Пор нет	7.7±0.6
	Между пучками .	304±16	10±5	9.6±0.4
Leymus angustus	Верхняя часть			
	Над пучками . . .	354±31	4±2	5.9±0.4
	Между пучками .	309±19	44±26	7.4±0.8
	Средняя часть			
	Над пучками . . .	Пор нет	25±7	7.2±0.7
	Между пучками .	274±28	31±12	8.8±0.6
	Нижняя часть			
	Над пучками . .	Пор нет	202±42	8.4±0.8
	Между пучками	350±35	69±41	12.3±0.8
Achnatherum splendens	Верхняя часть			
	Над пучками . . .	493±21	9±4	5.3±0.7
	Между пучками	489±33	7±5	6.0±0.4
	Средняя часть			
	Над пучками . . .	629±69	18±5	5.7±0.4
	Между пучками .	464±72	7±3	6.6±0.6
	Нижняя часть			
	Над пучками . . .	832±54	53±18	6.5±0.5
	Между пучками .	709±23	46±24	7.7±0.8
Milium effusum	Верхняя часть			
	Над пучками . . .	Пор нет	Пор нет	2.0±0.2
	Между пучками .	262±28	То же	2.6±0.5
	Средняя часть			
	Над пучками . . .	Пор нет	»	2.2±0.3
	Между пучками .	286±31	»	3.0±0.2
	Нижняя часть			
	Над пучками . . .	Пор нет	»	2.4±0.4
	Между пучками .	295±33	»	3.0±0.2
Poa annua	Верхняя часть			
	Над пучками . . .	Пор нет	»	2.0±0.2
	Между пучками .	То же	»	2.0±0.2
	Средняя часть			
	Над пучками . . .	»	»	2.1±0.5
	Между пучками .	»	»	3.0±0.2
	Нижняя часть			
	Над пучками . . .	»	»	3.0±0.4
	Между пучками .	71±8	»	4.0±0.4

клетках эпидермиса *Achnatherum splendens* число таких пор достигло 59, а у *Leymus angustus* около 100 в одной эпидермальной клетке, в среднем составляя 352±43 на 0.01 мм^2 у первого вида и 183±59 у второго.

У мезофитных злаков поры встречаются только в верхней трети стебля. В среднем и нижнем участках стебля они отсутствуют.

В направлении от нижнего междоузлия к верхнему пористость наружных эпидермальных стенок увеличивается. Так, в верхней трети верхнего междоузлия у *Triticum aestivum* 303±19 пор на 0.01 мм^2, а в верхней части нижнего междоузлия — 207±12.

В распределении центральных пор в базальной части междоузлий типичных ксерофитов нами выявлена интересная особенность. Так, в базальной части верхнего междоузлия *Leymus angustus* количество центральных пор составляет 31±7 на 0.01 мм^2, а в соответственном участке нижнего междоузлия их 183±59, т. е. значительно больше; у *Achnatherum splendens* в базальной части верхнего междоузлия в наружных стенках эпидермальных клеток 352±43 центральных пор на 0.01 мм^2, а в соответствующем участке эпидермиса нижнего междоузлия — 414±33. Распределение центральных пор очень неравномерное: в некоторых клетках стебля *A. splendens* они располагаются очень густо, в других клетках их нет вовсе.

Толщина наружной стенки у клеток эпидермиса тоже неодинакова на всем протяжении междоузлия. Наиболее толстостенными являются клетки эпидермиса его верхней части. Так, в верхней части верхнего междоузлия наружная стенка клеток эпидермиса *Leymus angustus* достигает толщины 9.0±0.6 мк, в средней, — 7.7±0.4 мк, в нижней трети — 3.7±0.4 мк. У нижнего междоузлия толщина наружных эпидермальных стенок соответственно равна 7.7±0.8, 6.4±0.6 и 4.5±0.4 мк. Таким образом, пористость наружных более толстых стенок клеток эпидермиса гораздо большая.

Листоподобные органы соцветия

Изучение наружных стенок клеток эпидермиса колосковой, наружной и внутренней цветковых чешуй злаков показывает, что поры наиболее характерны для них. Даже тогда, когда в наружных стенках эпидермиса вегетативных листьев пор нет, в эпидермисе чешуй соцветия они присутствуют (*Poa annua*, *Millium effusum*, *Avena sativa* и др.).

В колосковых чешуях поры встречаются во внешних стенках наружного и внутреннего эпидермиса, но в наружном эпидермисе их значительно больше. Так, у колосковой чешуи *Leymus angustus* на 0.01 мм^2 внешней стенки наружного эпидермиса находится 363±23 пор, а во внутреннем эпидермисе — 282±17 пор; у *Achnatherum splendens* соответственно 827±50 и 669±11. В цветковых чешуях они характерны в основном для абаксиального эпидермиса. Поры здесь обоих типов — краевые и центральные, причем центральные поры встречаются в эпидермисе не только ксерофитных, но и мезофитных злаков — *Avena sativa*, *Hordeum vulgare*, *Milium effusum* (144±19 на 0.01 мм^2 у *M. effusum*). В клетках адаксиального эпидермиса наружной цветковой чешуи эти структуры встречаются лишь по ее краю, а в адаксиальном эпидермисе внутренней цветковой чешуи их нет вовсе.

Толщина наружной эпидермальной стенки абаксиального и адаксиального эпидермиса чешуй неодинакова. Так, у всех рассмотренных нами злаков абаксиальный эпидермис чешуй более толстостенный и его пористость гораздо больше, чем у адаксиального эпидермиса.

Об участии пор наружных стенок эпидермиса в кутикулярной транспирации

Чтобы выявить, как влияют поры на проницаемость наружных стенок клеток эпидермиса, нами изучена кутикулярная транспирация описанным выше методом Штруггера. Мы погружали листья *Leymus racemosus* и *Se-*

cale cereale на 1.5 часа в раствор сульфата берберина. Флуорохром проникал внутрь листа и, проходя по его тканям, доходил до клеток эпидермиса. Вместе с транспирационным током он достигал наружных стенок эпидермальных клеток и поступал в протоплазматический тяж, расположенный в поровом канале. В результате транспирации через поры вода испарялась, а молекулы флуорохрома накапливались, вызывая флуоресценцию. Оказалось, что кутикулярная транспирация над порами протекает значительно интенсивнее, чем на других участках поверхности клеток (табл. II, *з*). В контроле (без раствора сульфата берберина) свечения пор в люминесцентном микроскопе не происходило.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Наружные стенки клеток эпидермиса злаков пронизаны порами. Форма их поровых каналов различна. Чаще всего встречаются поры, каналы которых имеют более или менее одинаковый диаметр на всем протяжении. В других случаях конец порового канала, обращенный к кутикуле, образует расширение. И наконец, встречаются поры, каналы которых ветвятся.

По положению в клетке поры наружных стенок клеток эпидермиса злаков подразделяются на 2 группы: 1) краевые поры, располагающиеся у антиклинальных стенок эпидермальных клеток; 2) центральные поры, пронизывающие остальную часть наружной стенки. Они встречаются гораздо реже, чем краевые, и встречаются лишь в очень сильно утолщенных оболочках.

Пористость наружных стенок клеток эпидермиса у различных видов злаков может существенно различаться. У мезофитов, оболочки эпидермальных клеток которых сравнительно тонкие, поры, как правило, встречаются лишь в эпидермисе колосковой и наружной цветковой чешуй, а иногда и в верхней части междоузлия стебля и в базальной части влагалища листа. У ксероморфных же видов, имеющих сильно утолщенные оболочки, поры в большом количестве обнаруживаются и в наружных стенках клеток эпидермиса листьев. При этом у листьев верхних ярусов пористость наружных стенок выражена значительно сильнее, чем у нижних. Нередко нижние листья вообще не имеют пор, тогда как у верхних они обнаруживаются.

Неодинаково распределение пор и в отдельных органах. У листовой пластинки бóльшая пористость характерна для нижнего эпидермиса; наружные стенки его клеток значительно толще, чем у верхнего. Особенно много пор в базальной части листа, над жилками и по краю листовой пластинки.

Обращает на себя внимание сильно выраженная пористость внешних стенок клеток эпидермиса листового влагалища и верхней части междоузлия. Нередко даже при отсутствии пор в эпидермисе листовой пластинки они в большом количестве обнаруживаются у стебля и в наружном эпидермисе влагалища листа. Однако у клеток внутреннего эпидермиса листового влагалища пор, как правило, не бывает, хотя наружные стенки здесь могут достигать довольно значительной толщины. Лишь у некоторых видов в наружных стенках клеток внутреннего эпидермиса влагалища листа имеются немногочисленные поры.

Эпидермальные клетки участков стебля, закрытых влагалищем листа, также почти не имеют пор. Исключение в этом отношении составляют лишь *Leymus angustus* и *Achnatherum splendens*.

Таким образом, наружные стенки клеток эпидермиса, не имеющих прямого контакта с внешней средой, почти полностью лишены пор, в то время как пористость наружных стенок клеток, непосредственно связанных с окружающей средой, развита очень сильно. Этот факт, а также обилие пор в наружных стенках клеток ксероморфных растений, имеющих толстостенный эпидермис, наводит на мысль о том, что через эти поры осуществляется связь внутренних тканей растения с внешней средой.

В этом отношении интересно сопоставление распределения пор и восковых отложений на поверхности кутикулы. Согласно И. М. Кравкиной (1972), у пырея ползучего восковые отложения на поверхности листа располагаются неравномерно. Они почти полностью отсутствуют или встречаются очень редко в клетках эпидермиса, расположенных над жилками и по краю пластинки. Большая часть поверхности клеток, находящихся над мезофиллом, густо покрыта воском, но участки кутикулы над антиклинальными стенками этих клеток имеют мало восковых отложений.

Таким образом, восковые отложения отсутствуют или располагаются очень редко именно в тех местах, где чаще всего встречаются поры в наружных стенках клеток эпидермиса. Воск же является основным компонентом кутикулярного покрова, препятствующим проникновению воды. Следовательно, наружная стенка в этих местах должна обладать повышенной проницаемостью.

Это положение, основанное на изучении структуры эпидермальной ткани, полностью согласуется с данными физиологов. Известно, что кутикулярная транспирация протекает наиболее интенсивно над антиклинальными стенками и по всей поверхности клеток эпидермиса, расположенных над жилками (Rudolph, 1925; Strugger, 1939; Bancher и др., 1960; Yamada и др., 1966; Norris, Bucovac, 1968). В определенных условиях на поверхности кутикулы около антиклинальных стенок можно наблюдать даже выделение капель жидкости (Bancher и др., 1960; Мирославов, 1970). При этом наиболее интенсивное выделение влаги, как показали наши исследования, происходит именно над порами.

Таким образом, наружные стенки клеток эпидермиса в некоторых местах обладают повышенной проницаемостью, обусловленной определенными структурными особенностями. Одной из таких структур, по-видимому, являются поры, пронизывающие наружные стенки клеток эпидермальной ткани.

ЛИТЕРАТУРА

Дорохов Б. Л. (1964). Внеустьичный кутикулярный фотосинтез некоторых растений. Тр. I республ. научн. конф. физиологов и биохимиков растений Молдавии. — Дорохов Б. Л. (1967). О возможности внеустьичного дыхания у яблони. ДАН СССР, 176, 3. — Кравкина И. М. (1972). Морфология и распределение восковых отложений на поверхности кутикулы *Agropyrum repens*. Бот. ж., 57, 5. — Кравкина И. М., Е. А. Мирославов. (1969). Субмикроскопическое строение поверхности эпидермиса некоторых злаков. Бот. ж., 54, 9. — Мирославов Е. А. (1962). Некоторые черты ксероморфного строения эпидермиса листа ряда злаков. Бот. ж., 47, 9. — Мирославов Е. А. (1970). Изучение субмикроскопической морфологии эпидермиса злаков в связи с выделением водорастворимых веществ листом. Бот. ж., 55, 3. — Петрова Л. Р. (1958). Развитие и анатомо-морфологические особенности цветковых чешуй *Triticum*. Бот. ж., 43, 8. — Штруггер З. (1953). Практикум по физиологии растительных клеток и тканей. — Ambronn H. (1884). Über Poren in den Aussenwänden von Epidermiszellen. Jahrb. wiss. Bot., 14. — Arens K. (1934). Die kutikuläre Ekskretion des Laubblattes. Jahrb. wiss. Bot., 80. — Bancher E., J. Hölzl, J. Klima. (1960). Licht- und elektronenmikroskopische Beobachtungen an der Kutikula der Zwiebelschuppen von *Allium cepa*. Protoplasma, 52. — Franke W. (1961). Tröpfenausscheidung und Ektodesmenverteilung in Zwiebelschuppenepidermen. Planta, 57, 3. — Franke W. (1967). Mechanisms of foliar penetration of solutions. Ann. Rev. Plant Physiol., 18. — Kraus G. (1865—1866). Über den Bau der Cycadeenfiedern. Jahrb. wiss. Bot., 4. — Linsbauer K. (1930). Die Epidermis. In: Handb. Pflanzenanatomie, 4. — Mettenius J. (1864). Über die *Hymenophyllaceae*. Abhandl. math.-phys. Classe konigl. Sächsisch. Gesellsch. Wissensch. 7, 2. — Napp-Zinn K. (1966). Anatomie des Blattes. In: Handb. Pflanzenanatomie, 8. — Norris R., M. Bukovac. (1968). Strukture of the pear leaf cuticle with special reference to cuticular penetration. Amer. J. Bot., 55, 8. — Rudolph K. (1925). Epidermis und epidermale Transpiration. Bot. Arch., 9. — Strugger S. (1939). Die luminiszenzmikroskopische Analyse des Transpirationsstromes in Parenchym. Biol. Zblt., 59. — Tukey H. B. Ir., Tukey a. S. H. Wittwer. (1958). Loss of nutri by foliar leaching as determined by radioisotopes. Proceed. Amer. Soc. Hort. Sci., 71. — Yamada Y., H. Pasmussen, M. Bukovac a. S. Wittwer. (1966). Binding sites for inorganic ions and urea on isolated cuticular membrane surfaces. Amer. J. Bot., 53, 2.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 1 IV 1972).

УДК 581.524.44 : 582.662 (575.4)

А. Б. Георгиевский

СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ *HALOXYLON AMMODENDRON* (C. A. MEY.) BUNGE В ЮГО-ВОСТОЧНЫХ КАРАКУМАХ

С 5 рисунками

A. B. GEORGIEVSKY. THE STRUCTURE OF THE COENOPOPULATION OF *HALOXYLON AMMODENDRON* (C. A. MEY.) BUNGE IN SOUTH-EAST KARAKUMS

Изучена структура ценопопуляции *Haloxylon ammodendron* (C. A. Mey.) Bunge в илаковом черносаксаульнике в районе ст. Репетек. На пробной площади 1 га методом сплошного учета выявлено 729 особей черного саксаула преимущественно одноствольной древовидной модификации. Структура ценопопуляции изучалась при помощи статистических методов. Установлен циклически-разновозрастный состав древостоя, обусловленный циклическим характером возобновления черного саксаула во влажные годы. В ценопопуляции выявлено 4 категории жизненности особей: хорошая, удовлетворительная, неудовлетворительная и засохшие деревья. Отпад составляет 7% от числа особей в ценопопуляции. Методом конкретных площадей установлен групповой тип распределения ценопопуляции, а методом наименьших расстояний определены расстояния между деревьями в группах и между группами. Сгруппированность вызвана локальным возобновлением черного саксаула по местам рубок и корчевок.

Структура ценопопуляции *Haloxylon ammodendron* (C. A. Mey.) Bunge изучалась нами в пределах илакового черносаксаульника с подлеском (Haloxylonetum ammodendroni-fruticoso-caricosum).

Материал собирался летом 1970 г. на пробной площади-квадрате размером 1 га, расположенной в 1 км к северу от станции Репетек (Туркменская ССР). Такая площадь при сплошном учете достаточна для выявления закономерностей сложения черносаксаульника и взаимоотношений деревьев, кустарников и травостоя (Никитин, 1966; Родин и Мирошниченко, 1968).

В основу метода работы положены сплошной пересчет и детальное картирование растительности в масштабе 1 : 100. Для этого на участке была создана опорная сеть из квадратов со стороной 5 м, что позволяло отметить на плане все крупные растения, контуры крон и границы пятен травяного покрова. В начале обмеряли и наносили на план древесную и кустарниковую растительность в виде проекций стволов и крон, а затем подкроновые пятна и бордюры из однолетних солянок и пятна пустынного мха. Всю оставшуюся площадь занимал илак *Carex physodes* M. B. Деревья фиксировались по следующим параметрам: высота в метрах, диаметр крон по большой и малой оси в метрах, диаметр ствола у основания в миллиметрах, возраст определялся по методике В. М. Арциховского и А. П. Осипова (1934), жизненность — по вегетативной сфере (отличная — растение зеленое без сухих побегов, хорошая — сухих побегов 15—20%, удовлетворительная — сухих побегов до 40%, неудовлетворительная — сухих побегов более 40%, сухое растение — засохшее).

Всего на пробной площади выявлено 729 особей черного саксаула в возрасте от 2 до 23 лет.

Геоботаническая характеристика участка. Таксационные показатели древостоя следующие: 729 особей черного саксаула и 5 особей белого саксаула *Haloxylon persicum* Bunge. Черный саксаул встречается как в древовидной, так и в кустарниковой модификации; преимущественно одноствольных экземпляров — 85, двуствольных — 12, трехствольных — 3% от общего числа деревьев. 75% особей в ценопопуляции имеет возраст от 8 до 18 лет, т. е. древостой является средневозрастным. Средняя высота черного саксаула 2.0, наибольшая — 5.2 м. Средний диаметр кроны 2.3, максимальный — 7.8 м. Средний диаметр ствола у поверхности почвы 10 см. Сомкнутость крон черного саксаула 0.34 (по сумме площадей средних диаметров крон). Общий запас составляет 18.3 т/га. «Подлесок» состоит преимущественно из эфедры *Ephedra stro-*

bilacea Bunge и жузгуна щетинистого *Calligonum setosum* Litv. Травостой образован эфемероидами и эфемерами при эдификаторной роли илака. Под кронами саксаулов и вблизи них доминируют однолетники, среди которых наиболее обильны: *Kochia odontoptera* Schrenk (=*Kochia schrenkiana* (Moq.) Iljin), *Suaeda arcuata* Bunge (=*Suaeda lipskyi* Litv.), *Londesia eriantha* Fisch. et Mey., *Matricaria lamellata* Bunge.

Возрастной состав ценопопуляции. Возраст черного саксаула определялся по методу В. М. Арциховского и А. П. Осипова (1934). Этот метод позволяет с точностью ±1—2 года установить возраст саксаула, не имеющего годичных колец (Пашковский, 1958). К. А. Пашковский проверил этот метод на черносаксаульниках, произрастающих в разных экологических условиях, в том числе и близких к условиям ст. Репетек, и нашел его наиболее точным из существующих методов. Данный метод позволил нам выявить возрастной состав ценопопуляции (см. табл. 1, рис. 1).

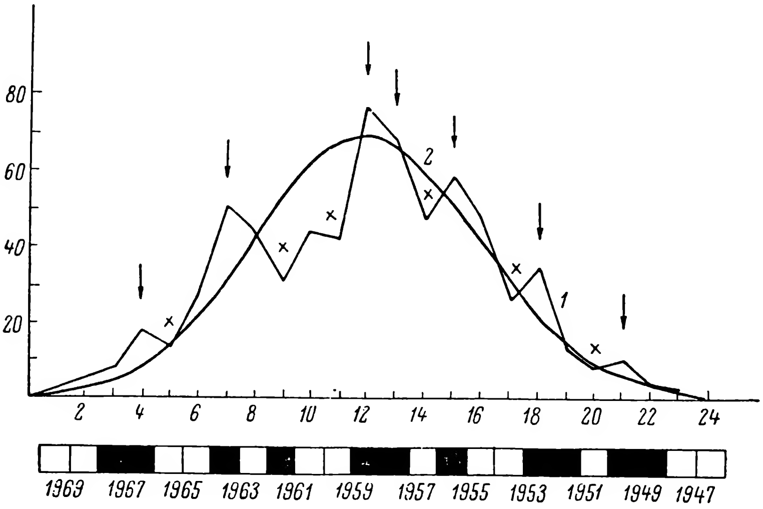


Рис. 1. Возрастной состав ценопопуляции *Haloxylon ammodendron*.

1 — эмпирическое распределение; 2 — теоретическое биномиальное распределение. *По оси абсцисс* — возраст деревьев; *по оси ординат* — число деревьев. Внизу шкала чередования влажных (темные квадраты) и засушливых лет. *Стрелки* указывают обусловленные влажностью всплески возобновления. *Крестиками* показаны деформации в эмпирическом распределении. Из возрастного состава исключены сухие растения, которые вносят ошибку в распределение.

График (рис. 1) показывает, что распределение деревьев по возрасту значительно отличается от нормального. Достоверность неоднородностей определяем сравнением эмпирического распределения с биномиальным теоретическим (см. табл. 1) и получаем $\chi^2=65.8$, что превышает $\chi^2_{st} = \{30.1—36.2—43.8\}$ при 19 степенях свободы, т. е. неоднородности в эмпирическом распределении несомненны. Остается выявить деформации. С этой целью мы использовали метод отношений, предложенный В. С. Ипатовым (1969) для анализа дифференциации древостоев. Метод исходит из свойства отношений предыдущих частот биномиального распределения к каждой из последующих непрерывно изменяться и, изменяясь, увеличиваться. Там, где имеются уменьшения отношений частот или их постоянство (не менее трех), обнаруживается деформация. Для проверки достоверности деформации выдвигается нулевая гипотеза, которая проверяется методом хи-квадрат. Степень свободы всегда 1, поэтому при 95%-й вероятности H_0 отбрасывается, если $\chi^2 \geqslant 3.84$, когда проверяется уменьшение отношений. Отбрасывая нулевую гипотезу, констатируем деформацию.

В возрастном составе ценопопуляции обнаружено 6 статистически достоверных деформаций, соответствующих 7 возрастным совокупностям

ТАБЛИЦА 1

Сравнение эмпирического и биномиального теоретического распределений возрастного состава ценопопуляции методом хи-квадрат и выявление деформаций методом отношений

f_i	f_t	χ^2	$\frac{f_i}{f_i+1}$	H_0	χ^2	D
5	3	0.80				
			0.62			
8	5	1.12				
			0.44			
18	9	4.50				
			1.29			×
14	15	0.07				
			0.52	1.29	8.01	
27	22	0.92				
			0.53			
51	31	7.84				
			1.16			
44	42	0.09				
			1.37			
31	52	13.42				×
			0.70	1.37	8.34	
44	61	6.56				
			1.05			
42	68	16.09				×
			0.54	1.05	10.85	
77	69	0.81				
			1.12			
69	66	0.13				
			1.47			
47	60	3.59				×
			0.81	1.47	22.06	
58	51	0.84				
			1.23			
47	41	0.76				
			1.81			
26	32	1.38				×
			0.76	1.81	11.60	
34	22	4.20				
			2.61			
13	15	0.30				×?
			1.62	2.61	1.10	
8	9	0.12				×
			0.89	2.61	5.41	
9	5	1.77				
			3.0			
3	3	0				
			1.5			
2	1	0.50				
Σ677	Σ682	Σ65.81				

Примечание. f — частоты (число деревьев); $\frac{f_i}{f_i+1}$ — отношение предыдущей частоты эмпирического распределения к последующей; H_0 — нулевая гипотеза; D — деформация.

(табл. 1). Наличие 7 возрастных поколений позволяет отнести древостой черного саксаула к циклически разновозрастному.

Такая возрастная структура отмечена для различных типов леса, в которых выделяется до 4—8 возрастных групп (Баранов и Григорьев, 1955; Смолоногов, 1960; Комин, 1963; Мухамедшин, 1967).

Рассмотрим причины циклической разновозрастности древостоя черного саксаула. Структура древостоя прежде всего определяется типами возобновления: семенным или порослевым. Н. Ягдыев (1963) отмечает, что после вырубки саксаулов на исследованном участке в 1951 г. подавляющее большинство особей на нем (565) к 1961 г. возобновилось семенным путем.

Само же возобновление и развитие древостоя зависит от ряда факторов: климатических, фитоценотических, зоогенных, антропогенных и от биологии черного саксаула.

Из климатических факторов ведущими в формировании подроста черного саксаула являются осадки и температурный режим. Количество осадков в районе Репетека сильно колеблется, превышая в некоторые годы в 1.5—2 раза норму, а в другие падая ниже нормы. Такие годы чередуются группами: 1—2 влажных года сменяются 1—2 засушливыми. Осадки обусловливают динамику водного режима поверхностных слоев почвы, в которых и происходит развитие корней подроста. По данным Е. Г. Михельсон (1955), иссушение песка в крупноствольном черносаксаульнике достигает глубины 1—1.5 м, а в низкоствольном оно еще глубже. Очевидно, что засушливые годы будут губительными для большинства однолетних всходов, так как их корни имеют глубину не более 80—90 см (Петров, 1935). Для подроста и древостоя черного саксаула важны также глубина залегания и величина колебаний уровня грунтовых вод, которые в районе Репетека незначительны (Нуннаев, 1966). Надо отметить, что слишком большое количество осадков неблагоприятно сказывается на возобновлении саксаула, понижая его семенную продуктивность и усиливая давление биотических факторов. Температурный режим в Каракумах тесно связан с количеством осадков (Михельсон, 1955; Федосеев, 1969) и также сильно колеблется по годам, так что можно выделить прохладные влажные и теплые засушливые годы. Последние являются неблагоприятными для возобновления черного саксаула.

Нельзя забывать о влиянии на возобновление черного саксаула фитоценотического фактора. Даже в благоприятные влажные годы всходы его находятся в условиях сильной конкуренции за влагу с илаком и эфемерами. Так, по наблюдениям Михельсон (1953), в обильный осадками 1952 г., когда высота травостоя достигала 1 м, у семенных всходов саксаула наблюдался отпад. Михельсон объясняет это воздействием мощного травяного покрова. В. В. Ольшевский (1935) отмечал, что количество подроста черного саксаула на 1 га находится в обратном отношении к степени задернения почвы илаком.

Воздействие зоогенного фактора на возобновление саксаула проявляется на уровне первичных консументов — потребителей побегов и семян. Особенно ощутимый вред наносит большая песчанка, способная уничтожать около половины урожая плодов, а в районах с высокой плотностью ее популяций — до 70—80% урожая (Стальмакова, 1942). На исследуемом нами участке большая песчанка немногочисленна.

Возобновление саксаула на участке в значительной мере связано и с антропогенным фактором. В 1951 г. саксаулы были вырублены, за исключением 34 семенных особей и 51 особи ниже 2 м высоты. Образовавшиеся в ценозе «свободные ниши» — пятна дефляции — послужили ареной для массового возобновления черного саксаула, продолжавшегося примерно до 1959 г. (рис. 1). Затем темпы возобновления падали в результате насыщения фитоценоза растениями, усилившегося влияния фитоценотического фактора: илак постепенно затягивал пятна рубки, а подрост смыкался кронами. В илаковом саксаульнике этот процесс обычно завершается через 10 лет после вырубки (Леонтьев, 1952). К 1970 г. свободной от растительности площади почти не осталось, поэтому увеличение численности ценопопуляции происходит только путем незначительного возобновления по краям подкроновых пятен, где влияние илака ослаблено.

При рассмотрении биологии черного саксаула особый интерес представляет семенная продуктивность и характер развития подроста. Семенная продуктивность саксаула сильно колеблется по годам (Родин, 1961). Она зависит и от климатических факторов, но не обязательно нарастает пропорционально увеличению количества осадков. Например, в 1952 г., когда количество осадков почти в 2 раза превышало норму, плодоношение было очень слабым. То же самое наблюдалось и во влажном 1953 г. Этот факт объясняется смыванием пыльцы обильными осадками, а также неустойчивой погодой с заморозками и снегопадами (Михельсон, 1955). Плодоносит черный саксаул обильно, давая в среднем по 160 000 плодов на одно дерево (Леонтьев, 1946). При благоприятных гидротермических условиях всходов бывает очень много, до нескольких сот тысяч на 1 га, но на 2—3-й год остается 1—4 тысячи (Петров, 1935; Леонтьев, 1952). В первые 2—3 года подрост быстро развивает вертикальный корень, а затем рост корня замедляется и начинает расти надземная часть (Петров, 1935).

Таким образом, возобновление и развитие подроста черного саксаула — сложный процесс, обусловленный комплексным воздействием всех рассмотренных выше факторов. Вместе с тем главная роль принадлежит климатическим факторам, а из них ведущим является наиболее дефицитный. В жестких условиях засушливого климата пустыни таковым является количество осадков, которое, как показано выше, сильно колеблется по годам. Переломы в возрастном составе ценопопуляции (см. рис. 1) и обусловлены этими колебаниями. Влажными были годы — 1949, 1950, 1952, 1953, 1956, 1958, 1959, 1962, 1964, 1967, 1968. Большинству этих лет соответствуют статистически достоверные всплески возобновления. Все остальные годы были засушливыми, и с ними связаны депрессии в возобновлении.

В литературе отмечалось, что возрастной состав черносаксаульников имеет ступенчатый характер. Так, В. А. Дубянский (1928) считал, что возрастные группы самосева, встречаемые в Юго-Восточных Каракумах, разделены промежутками в 5—10 лет. В. Л. Леонтьев (1935) писал, что в обследованных им черносаксаульниках при наличии 2—3-летних и 7—8-летних особей почти отсутствуют 4—5—6-летние экземпляры. Позднее (1943 г.) он констатировал, что посевы саксаула, так же как и самосев, удаются в условиях Каракумов через 8—10 лет.

Таким образом, полученные нами данные подтверждают высказанное ранее положение о циклически-разновозрастном составе древостоев черного саксаула.

Состав ценопопуляции по жизненности особей. В ценопопуляции выявлены следующие группы по их жизненности: у 232 (32%) особей жизненность хорошая, у 342 (47%) удовлетворительная, у 103 (14%) неудовлетворительная, 52 особи (7%) — сухие экземпляры. Саксаулы с высшей оценкой жизненности в ценопопуляции отсутствуют. В целом жизненность ценопопуляции высокая: 79% особей достаточно жизнеспособны.

Используя данные Леонтьева (1952) по развитию подроста черного саксаула, можно сделать вывод, что усыхание его древостоя проходит два этапа: первый — массовая гибель одно-двулетних всходов, второй — более медленное отмирание саксаулов старших возрастов. В настоящей работе изучался только второй этап. Гистограмма (рис. 2) показывает, что отпад в разных возрастных группах неодинаков. Он увеличивается в первые годы, достигая максимума в 6—8 лет, после чего уровень отпада снижается и прекращается по достижении особями в среднем 16 лет, по-видимому, до момента гибели саксаулов от старости. В исследуемой ценопопуляции такая группа пока отсутствует. Выявленная закономерность соответствует выводу Л. Е. Родина (1961 : 20): «По мере роста растений происходит неуклонное выпадение их из сообщества, причем с возрастом отпад замедляется. Несомненно, что на юных стадиях развития эдификаторов в более сильной степени проявляется конкуренция за средства жизни и борьба за существование между особями, образующими фитоценоз. На юных стадиях протекают процессы становления сообщества: выработка в нем определенной структуры, формирование ярусности, вычленение синузий, образование мозаичности». Тот факт, что причины второго этапа отмирания фитоценотические, подтверждается приуроченностью сухих особей к различным растительным группировкам. Наибольший отпад (46%) саксаулов наблюдается в окружении илака. Высокий процент отпада (42%) связан с периферийными частями групп черного саксаула, а для более старых особей — и с центральными областями групп (12%). В последних двух случаях гибель вызывают рядом стоящие особи — победители в борьбе за влагу, так как степень перекрытия кронами никогда не превышала 30%, а объем захваченной корнями саксаула почвы может достигать 100—150 м^3 (Никитин, 1966). Что касается возобновления черного саксаула в пятнах пустынного мха и в зарослях эфедры шишконосной, то оно либо вообще не происходит, либо подрост отмирает в первые 2 года из-за крайне неблагоприятных условий. Характерно, что в целом отпад без учета гибели подроста в первые 2 года составляет 7% от общего числа особей ценопопуляции, а по материалам Леонтьева (1952) — 6.7%. Такое совпадение величин наводит на мысль, что средневозрастным черносаксаульникам в районе Репетека свойствен сходный процент отпада (при сомкнутости крон около 0.5), т. е. в пределах 10% от всего древостоя.

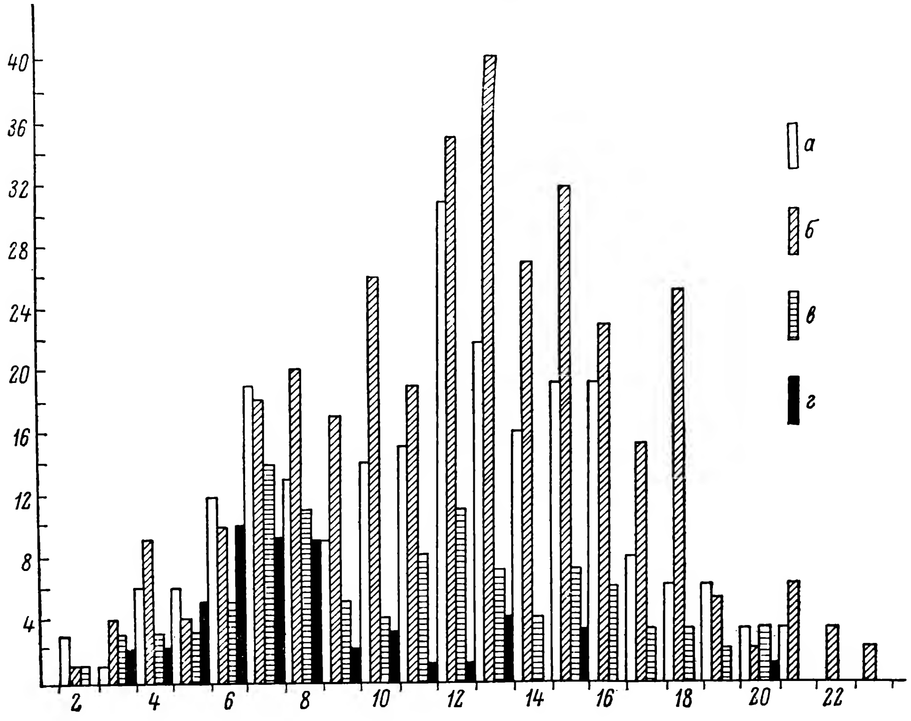


Рис. 2. Состав ценопопуляции *Haloxylon ammodendron* по жизненности особей.

По оси абсцисс — возраст деревьев; *по оси ординат* — число деревьев. Жизненность: *а* — хорошая, *б* — удовлетворительная, *в* — неудовлетворительная, *г* — засохшие особи.

Характер распределения и его причины у саксаулов неудовлетворительной жизненности — кандидатов на усыхание — такие же, как и для усохших экземпляров (см. табл. 2). Несколько большее количество особей неудовлетворительной жизненности приурочено к центральным областям групп черного саксаула. В особенности это касается особей средних возрастов. Можно предположить, что при разрастании корневых систем соседей такие экземпляры перейдут в категорию усохших.

Динамика жизненности саксаулов показана на рис. 3. С увеличением возраста деревьев в ценопопуляции снижается процент сухих особей и растений неудовлетворительной жизненности, возрастает процент особей, имеющих удовлетворительную жизненность, а количество особей хорошей жизненности сохраняется примерно на одном уровне (около 30%). Эти закономерности проявляются при достаточно больших частотах, уменьшающих влияние случайностей.

Распределение ценопопуляции на пробной площади. Выясним, как распределена ценопопуляция: случайно

ТАБЛИЦА 2

Распределение особей *Haloxylon ammodendron* неудовлетворительной жизненности по растительным группировкам (пробная площадь 1 га)

Группировки	Возраст *Haloxylon ammodendron* (в годах)																		
	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
Одиночные деревья саксаула среди илака	—	1	2	—	1	—	—	1	1	2	1	1	—	—	1	2	—	—	—
Заросли эфедры шишконосной	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Периферия групп деревьев саксаула	1	1	—	1	3	10	6	1	1	3	5	3	2	2	3	—	1	2	—
Центры групп деревьев саксаула	—	1	1	2	1	3	5	3	2	3	5	3	2	5	2	1	2	—	3

(равномерно) или контагиозно (пятнисто). Для этого воспользуемся количественным присутствием вида на 100 площадках по 100 м^2 каждая. Сравнивая эмпирическое распределение с теоретическим биномиальным (рис. 4), получаем χ^2=40.1, что превышает χ^2_{st} = {14.0—18.5—24.3} при 7 степенях свободы. Следовательно, распределения различны, и в эмпирическом распределении имеются неоднородности. Они выделяются описанным выше методом деформаций. Выдвигая нулевые гипотезы для трех случаев уменьшения отношений частот и проверяя их методом хи-квадрат, мы получили значения: 4.60, 9.62, 1.5. В первых двух случаях деформации достоверно подтверждаются. Последняя деформация возможна с вероятностью 0.2, так как полученное значение хи-квадрат меньше пограничного 3.84. Поэтому нулевую гипотезу нельзя отбросить, но допустимо предположить, что перелом возможен. Впрочем, для установления надежной деформации здесь слишком малы частоты. Исходя из деформаций выделяем 4 совокупности; 3 из них статистически достоверны. Первая совокупность отвечает числу площадок с количеством особей 1—6. Таких площадок более 20. Вторая совокупность соответствует количеству

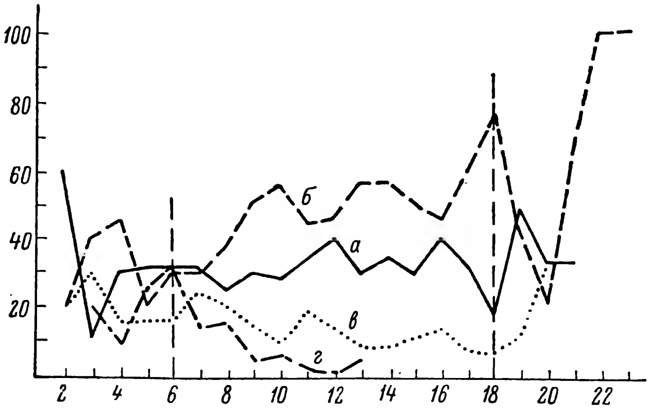


Рис. 3. Изменение состава ценопопуляции *Haloxylon ammodendron* по жизненности особей в зависимости от их возраста.

По оси абсцисс — возраст деревьев; *по оси ординат* — количество особей в процентах. Жизненность: *а* — хорошая, *б* — удовлетворительная, *в* — неудовлетворительная, *г* — засохшие особи. *Вертикальные* пунктиры отсекают по краям малые частоты со случайным распределением.

площадок с 3—11 особями. Таких площадок около 60. Особенно многочисленны площадки с 7—9 особями (40 площадок). В третьей совокупности содержатся площадки с 8—14 деревьями. Их примерно 20. Из сравнения совокупностей вытекает, что черный саксаул чаще всего встречается на площадках по 5—9 особей. Площадки с числом деревьев больше 14 (четвертая совокупность) немногочисленны.

Метод конкретных площадей не позволяет сделать заключение о размерах скоплений. Для выявления расстояний между деревьями внутри групп, а также между группами использован метод наименьших расстояний. Он состоит в том, что на краю пробной площади (плана) выбирается саксаул и измеряется расстояние от основания его ствола до основания ближайшего дерева в секторе 180°; затем таким же образом — от этого дерева до следующего и так далее до конца площади. За 10 проходов получено 435 промеров, которых вполне достаточно для выявления закономерностей в распределении деревьев. Результаты ранжируем, взяв за величину классового интервала 0.5 м. Полученное распределение сравниваем с биномиальным теоретическим (табл. 3, рис. 5). Суммарное значение хи-квадрат превышает $\chi^2_{st} = \{18.3—23.2 — 29.6\}$ при 10 степенях свободы. Отсюда следует, что распределение расстояний не случайное, иначе говоря деревья распределены не случайно. Остается выявить совокупности. Для этого мы прибегаем к методу деформаций; итоги его применения отражены в табл. 3. В двух случаях ($H_0=1.38$, $H_0=2.06$) нулевые гипотезы безоговорочно отбрасываются и деформации признаются. В случае с $H_0=1.57$ полученные значения хи-квадрат меньше пограничного. Все же довольно высокая величина хи-квадрат, а также постоянство двух отношений частот свидетельствуют о том, что деформация имеется или должна быть. В последнем случае ($H_0=2.00$) для достоверной деформации малы частоты.

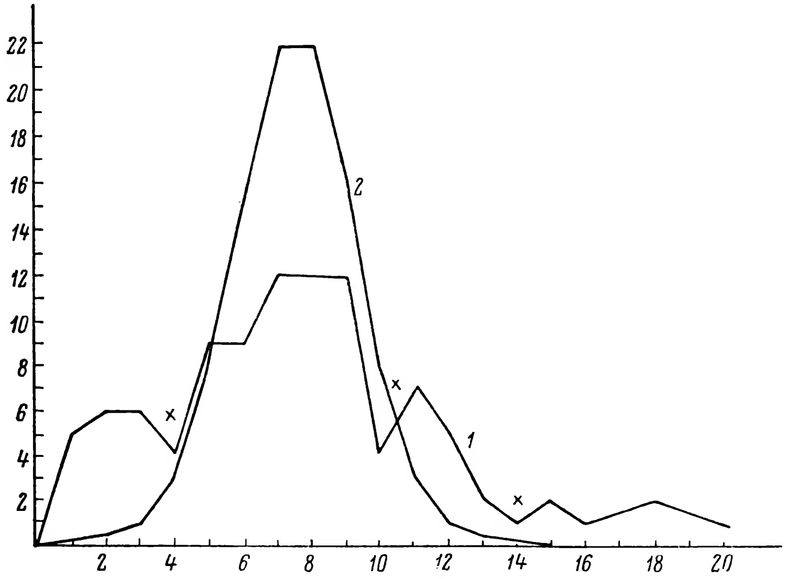


Рис. 4. Характер распределения ценопопуляции *Haloxylon ammodendron* на 100 площадках.

1 — эмпирическое распределение; *2* — теоретическое биномиальное распределение. *По оси абсцисс* — число деревьев; *по оси ординат* — число площадок. *Крестиками* показаны деформации в эмпирическом распределении.

По деформациям выделяем 5 совокупностей расстояний. Первая и вторая совокупности — самые объемные по числу дат — охватывают меньшие значения расстояний. Это расстояния между деревьями в группах. Они варьируют от 0.5 до 3.5 м. $M=1.8\pm0.7$ (95%-я вероятность). Третья совокупность объединяет расстояния между деревьями в группах и в мень-

ТАБЛИЦА 3

Сравнение эмпирического и биномиального теоретического распределений расстояний между единичными саксаулами и группами деревьев ценопопуляции и выявление деформаций

Интервалы	X	f_i	f_t	χ^2	$\frac{f_i}{f_i+1}$	H_0	χ^2	D
0—0.5	0.25	3	15					
		47	38	2.31	0.07			
0.6—1.0	0.8	44	23					
					0.58			
1.1—1.5	1.3	75	34	49.44				
					1.38			
1.6—2.0	1.8	54	45	1.80				×
					0.85	1.38	6.76	
2.1—2.5	2.3	63	54	1.50				
					1.57			
2.6—3.0	2.8	40	57	5.08				×?
					1.08	1.57	2.72	
3.1—3.5	3.3	37	54	5.35				×?
					1.06	1.57	2.85	
3.6—4.0	3.8	35	47	3.06				
					2.06			
4.1—4.5	4.3	17	36	10.03				×
					1.00	2.06	4.62	
4.6—5.0	4.8	17	24	2.04				
					1.21	2.06	1.73	
5.1—5.5	5.3	14	15	0.06				
					1.40	2.06	0.88	
5.6—6.0	5.8	10	10	0				
					1.25	2.06	1.14	
6.1—6.5	6.3	8	7	0.14				
					2.00			
6.6—7.0	6.8	4	4					×?
					0.80	2.00	2.00	
7.1—7.5	7.3	5	2					
					1.63			
7.6—8.0	7.8	3	1					
		18	7.36	15.38	1.00			
8.1—8.5	8.3	3	0.26					
					3.00			
8.6—9.0	8.8	1	0.08					
					0.50			
9.1—9.5	9.3	2	0.02					
Сумма		435	428.36	96.19				

шей мере расстояния между группами. Четкой границы между ними провести нельзя. Поэтому рассмотрение данной совокупности не представляет интереса. В четвертую совокупность заключены расстояния между группами, варьирующие примерно от 3.5 до 7.3 м. $M=4.6\pm0.8$ м, $P=0.95$. Последняя совокупность, по-видимому, характеризует свободные площадки между группами — «окна» с размерами от 6.5 до 9.5 м и более. $M=7.2\pm\pm2.4$ м, $P=0.95$.

В подтверждение сказанного опишем 3 конкретные группы черного саксаула из разных мест участка и попутно определим их примерные размеры. Первая группа образована 7 деревьями в возрасте от 9 до 12 лет. Деревья соприкасаются кронами. Размеры группы 5.8×7.8 м. Расстояния между деревьями в группе составляют: 1.0, 1.3, 2.0, 2.1, 2.2, 2.9 м. Ближайшая группа находится на расстоянии 5.3 м. Во вторую группу входит 10 деревьев в возрасте от 7 до 16 лет. Перекрытие крон 1.5 м^2. Размеры группы 8.0×11.0 м. Саксаулы отстоят друг от друга на 1.1, 1.5, 2.0, 2.2, 2.3, 2.4, 2.5 м. Ближайшая группа расположена в 5 м. Третья группа состоит из 12 саксаулов в возрасте от 9 до 16 лет. Перекрытие крон 2.8 м^2, а размеры группы 9.3×11.0 м. Расстояния между деревьями составляют 0.7, 1.0, 1.2, 1.4, 1.8, 1.9, 1.9, 2.1, 2.2, 2.3, 2.5 м. Ближайшая группа находится в 4.6 м. В итоге число деревьев в каждой группе не превышает 12, расстояния между деревьями в группах составляют в среднем 1.8 м, ближайшие группы расположены в пределах 5 м.

Однако группы не всегда хорошо отграничены друг от друга. Границы между ними часто размыты, и наблюдаются переходы в виде отдельно стоящих деревьев. В группы могут вторгаться и другие растения, чаще всего эфедра и жузгун щетинистый. Тем не менее довольно четко выделяется картина сгруппированности черного саксаула. Пересчет показал, что отдельно стоящие особи составляют всего 12% ценопопуляции.

При выяснении причин группового распределения черного саксаула мы пришли к выводу, что они заключены в характере возобновления его на вырубках. Опыт многих исследователей (Дубянский, 1928; Леонтьев, 1935, 1952, 1954; Ольшевский, 1935; Михельсон, 1955; Родин, 1961; Родин и Мирошниченко, 1968) убедительно показывает, что размещение подроста черного саксаула очень неравномерно и приурочено к определенным местам. Подрост располагается группами по местам дефляций, пятнам рубок и корчевок, т. е. в узко локализованной зоне, свободной от растительности. Ягдыев (1963) отметил, что почти 60% самосева было приурочено на изученном участке к местам рубок и корчевок. По нашему мнению, основной причиной группового распределения ценопопуляции послужила вырубка. Существует точка зрения, что причиной сгруппированности черного саксаула может быть рельеф местности. У. М. Ахмедсафин (1947) писал, что уже при глубине грунтовых вод 10—12 м саксаулы располагаются группами в понижениях рельефа. Аналогичный факт отмечается Л. Я. Курочкиной (1960) при глубине грунтовых вод 20—26 м. На исследованном участке такая зависимость, если и имеется, то проявляется весьма слабо, так как грунтовые воды залегают на глубине 4—5 м, т. е. доступны для саксаула в любой точке.

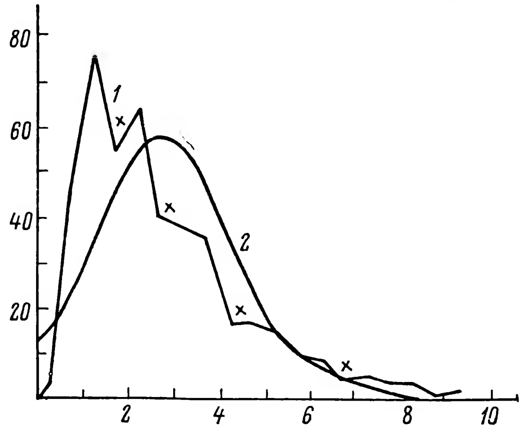


Рис. 5. Распределение расстояний между деревьями в группах и между группами.

1 — эмпирическое распределение; 2 — теоретическое биномиальное распределение. *По оси абсцисс* — расстояния в метрах; *по оси ординат* — частоты. *Крестиками* показаны деформации в эмпирическом распределении.

Подведем общий итог изложенному. Ценопопуляция имеет циклически разновозрастный состав, обусловленный циклическим характером возобновления черного саксаула во влажные годы (через 1—2 года). Наибольшие всплески возобновления наблюдались через 4 года. Ценопопуляция гетерогенна по жизненности особей; 79% особей достаточно жизнеспособны. Отпад составляет 7% и максимален в возрасте 6—8 лет. Гибель деревьев вызвана конкуренцией с илаком и внутривидовой конкуренцией в группах черного саксаула. Ценопопуляция распределяется группами преимущественно по 5—9 особей. Размеры групп зависят от количества деревьев, составляя в среднем 80 м^2. Саксаулы в группах часто смыкаются кронами и объединяются в одну микрогруппировку покровом из однолетников. Группы разъединены илаком. Причины группового распределения в данных условиях заключены в локальном возобновлении черного саксаула по местам рубок и корчевок.

ЛИТЕРАТУРА

Арциховский В. М. и А. П. Осипов. (1934). Саксаул, определение его возраста и его физиологические особенности. Сов. бот., 2. — Ахмедсафин У. М. (1947). Новые данные о связи растительности с грунтовыми водами. Вестн. АН Каз. ССР, 1—2. — Баранов Н. И. и К. И. Григорьев. (1955). К вопросу о строении и росте ельников Севера. Географ. сб., V. Географические вопросы лесного хозяйства. — Дубянский В. А. (1928). Песчаная пустыня Юго-Восточные Кара-Кумы. Тр. прикл. бот., генет. и селекц., 19, 4. — Ипатов В. С. (1969). Дифференциация древостоя. II. Выявление деформаций у кривых распределения деревьев по толщине. Вестн. ЛГУ, 15. — Комин Г. Е. (1963). К вопросу о типах возрастной структуры насаждений. Лесн. ж., 3. — Курочкина Л. Я. (1960). К характеристике саксаульников в Кызыл-Кумах. Тр. Инст. бот. АН Каз. ССР, 8. — Леонтьев В. Л. (1935). О возобновлении саксаульников Юго-Восточных Кара-Кумов. Пробл. растениеводч. освоения пустынь, 3. — Леонтьев В. Л. (1943). Ускорение роста порослевого черного саксаула. ДАН СССР, нов. сер., 39, 5. — Леонтьев В. Л. (1946). Плодоношение саксаулов. Изв. Туркм. ФАН СССР, 1. — Леонтьев В. Л. (1952). Развитие подроста и формирование древостоя черного саксаула (*Haloxylon aphyllum* (Minkv.) Iljin) в пустыне Кара-Кум. Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, 8. — Леонтьев В. Л. (1954). Саксауловые леса пустыни Кара-Кум. — Михельсон Е. Г. (1953). Рост главнейших растений Восточных Кара-Кумов во влажную весну 1952 г. Изв. АН Туркм. ССР, 6. — Михельсон Е. Г. (1955). Динамика растительности Восточных Кара-Кумов. Тр. Репетек. песчан.-пустын. ст., 3. — Мухамедшин К. Д. (1967). Арчовые леса и редколесья Южной Киргизии. Тр. Киргизск. лесн. опытн. ст., 5. — Никитин С. А. (1966). Древесная и кустарниковая растительность пустынь СССР. — Нуннаев А. И. (1966). Режим уровня грунтовых вод в Юго-Восточных Кара-Кумах. Изв. АН Туркм. ССР, сер. биол., 1. — Ольшевский В. В. (1935). Распределение и развитие подроста саксаула. Пробл. растениеводч. освоения пустынь, 4. — Пашковский К. А. (1958). К оценке существующих способов определения возраста саксаула. Докл. Каз. Акад. с.-х. наук, 4. — Петров М. П. (1935). Развитие корневых систем кустарников песчаной пустыни Кара-Кум. Пробл. растениеводч. освоения пустынь, 4. — Родин Л. Е (1961) Динамика растительности пустынь. — Родин Л. Е. и Ю. М. Мирошниченко. (1968). Исследования биологической продуктивности пустынных фитоценозов в Юго-Восточных Кара-Кумах. Пробл. освоения пустынь, 2. — Смолоногов Е. П. (1960). К вопросу динамики возрастной структуры древостоев широколиственно-елово-пихтовых лесов Урала. Тр. Инст. биол. УФАН СССР, 14. — Стальмакова В. А. (1942). О лесохозяйственном значении большой песчанки (Rhombomys opimus Licht.) в восточных Кара-Кумах. Тр. Туркм. ФАН СССР, 2. — Федосеев А. П. (1969). Научные основы агрометеорологических прогнозов урожая пустынных пастбищ. Пробл. освоения пустынь, 4. — Ягдыев Н. (1963). Саксаульники Восточных Кара-Кумов и их восстановление. В сб.: Природные условия, животноводство и кормовая база пустынь.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 18 I 1972).

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ

УДК 93/99 : 581.526.426

Б. А. Юрцев

ВОПРОСЫ ПРОИСХОЖДЕНИЯ ТЕМНОХВОЙНОЙ ТАЙГИ В СВЕТЕ НОВЕЙШИХ ПАЛЕОБОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

С 2 рисунками

B. A. YURTSEV. THE PROBLEMS OF THE ORIGIN OF DARK CONIFEROUS TAIGA AS ELUCIDATED BY NEW STUDIES IN PALEOBOTANY

Статья содержит обзор некоторых новых палеоботанических исследований, освещающих ряд моментов третичной истории темнохвойной тайги. Эти работы убедительно показывают, что уже в эоцене темнохвойные леса образовывали самостоятельный высотный пояс в горах запада Северной Америки (Axelrod, 1968 и др.) и что в истории высоко-арктической территории Канадского архипелага в неогене имела место таежная фаза (Hills a. Ogilvie, 1970 и др.). Тем самым ряд вопросов происхождения темнохвойнотаежного флороценотического комплекса, оживленно дискутировавшихся в отечественной ботанико-географической литературе в 40-е годы, получает вполне определенное разрешение на документальной основе.

В ходе прогресса наших знаний о прошлом растительного мира встречаются случаи, когда палеоботанические открытия дают прямой ответ на вопросы, поставленные и оживленно обсуждавшиеся фитогеографами.

В 40—50-е годы в отечественной ботанико-географической литературе живо дискутировалась проблема происхождения флороценотического комплекса темнохвойной тайги (Сочава, 1930, 1944, 1946; Толмачев, 1943, 1949, 1951, 1954; Васильев, 1944, 1955; Корчагин, 1945; Попов, 1949, и др.). Сам вопрос был поднят гораздо раньше в трудах классиков (Краснов, 1894; Крылов, 1898; Коржинский, 1899).[1] Основной предмет дискуссии составляет вопрос о том, является ли флороценотический комплекс темнохвойной тайги молодым производным арктотретичного смешанного хвойно-широколиственного леса или же этот комплекс формировался и длительно существовал в виде самостоятельного пояса в горах выше пояса листопадных широколиственных и хвойно-широколиственных лесов[2] и имеет вполне независимые флорогенетические истоки. Другой связанный с первым вопрос касается места происхождения темнохвойнотаежного комплекса: Арктика, равнины умеренно-северных широт или высокогорья лесной зоны (горы Восточной Азии, «Алтайский центр» и т. д.). В этой дискуссии, поднятой фитогеографами, участвовали и палеоботаники (Криштофович, 1957, 1958; Дорофеев, 1964, 1965, и др.); обе стороны привлекали доступные им палеоботанические факты для обоснования или в подкрепление своей концепции. По-видимому, известное затухание дискуссии к 60-м годам[1] объясняется тем, что основные аргументы ботанико-географов «за» и «против» были изложены, а принципиально новые палеоботанические факты фундаментального значения еще не были известны. Однако на протяжении 60-х годов появляется целая серия палеоботанических работ, позволяющих дать вполне определенный ответ на некоторые спорные вопросы истории темнохвойнотаежного комплекса.

---

[1] Обзор работ, опубликованных до 1954 г., дается в книге А. И. Толмачева (1954).

[2] Как известно, для «арктотретичных» хвойно-широколиственных лесов в основном характерен иной набор хвойных деревьев (из таксодиевых, тиссовых, из *Pinaceae* — р. *Pinus* и т. д.), нежели для горнотаежных лесов, хотя отдельные представители родов *Picea*, *Abies*, *Tsuga* и других произрастали (и сейчас произрастают) в неморальных лесах.

Ниже я остановлюсь подробнее на содержании двух палеоботанических работ, материалы и выводы которых представляют особый интерес для решения сформулированных выше вопросов, и лишь вкратце коснусь содержания других публикаций последнего десятилетия, также имеющих непосредственное отношение к проблеме происхождения темнохвойной тайги. Краткий обзор ранее опубликованных палеоботанических материалов по той же проблеме можно найти в цитированных работах А. И. Толмачева (1954) и П. И. Дорофеева (1965).

А. Эоценовые темнохвойные «субальпийские» леса на западе Северной Америки

Серия работ одного из крупнейших современных палеоботаников, американского ученого Дэниэла Аксельрода (Axelrod, 1965, 1966, 1968) убедительно показала, что по крайней мере в среднем эоцене темнохвойные леса уже существовали в виде самостоятельного высотного пояса на отдельных горных поднятиях территории запада США.

Особенно важной представляется последняя из цитированных работ Аксельрода (Axelrod, 1968), посвященная третичным флорам и истории рельефа бассейна р. Снейк (Айдахо, США), поскольку в ней подводится итог серии сделанных открытий и на основе последних предлагается картографическая реконструкция поясности на территории дальнего запада США в эоцене и миоцене. Статья эта, небольшая по объему (22 страницы), по своему содержанию многогранна; в ней можно различить по крайней мере три аспекта, представляющих самостоятельный интерес.

Первый (более специальный) относится к истории развития рельефа внутренних, ныне засушливых нагорий кордильерской Северной Америки. Бóльшую часть бассейна р. Снейк (притока р. Колумбии) составляет обширная межгорная равнина шириной 100—150 миль, поднятая до абсолютных отметок 700—2000 м (высоты нарастают к востоку) и заполненная кайнозойской вулканической толщей (преимущественно базальты); к северо-западу равнина переходит в обширное Колумбийское базальтовое плато. Широкая котловина р. Снейк представляет как бы гигантский желоб, ограниченный с севера и юго-запада сходными геологическими структурами (поднятые до высоты 4 км и более блоки гранитов и метаморфических пород, осложненные краевой складчатостью и вулканизмом). По представлениям американских геологов, детально рассмотренным в статье Аксельрода, котловина р. Снейк образовалась путем поперечного раскола простиравшегося в субмеридиональном направлении горного поднятия, образовавшегося в позднемеловое—палеоценовое время на основе крупных интрузий средне-позднемелового времени; в эоцене вдоль оси поднятия сформировалось вулканическое поле с переслаиванием туфов, брекчий и лав. За расколом последовало раздвижение краев трещины (объясняемое американскими геологами в духе гипотезы расширяющейся Земли) и заполнение желоба более молодой (неоген-четвертичной) вулканогенной толщей. При этом расширение трещины компенсировалось значительным поднятием соседних гор.

---

[1] Кроме вышеуказанных работ П. И. Дорофеева, в 60-е годы была опубликована небольшая статья А. П. Хохрякова (1965), в которой особенно подчеркивается связь флористического комплекса темнохвойной тайги с флорой горных субтропических вечнозеленых лесов «пояса туманов».

В данной статье Аксельрод поставил перед собой две задачи: 1) выяснить время образования «желоба» равнины р. Снейк; 2) установить высоту и рельеф хребта — до его раскола. Обе задачи решены путем исследования значительной серии ископаемых флор, заключенных в слоистых туфах и других вулканогенно-осадочных породах, перекрытых и подстилаемых лавами. Вулканические породы были достаточно надежно датированы калий-аргоновым методом, показавшим, что значительная часть флор относится к эоцену — от раннего (около 55 млн лет назад) до позднего (более 35 млн лет назад). Ископаемые флоры изучались на значительной территории — в данном районе и вне его, в том числе в зонах контакта самой равнины с соседними горными поднятиями. Исследовались преимущественно макроостатки. Обработанная серия приблизительно синхронных флор ясно показала существование уже в то время четкой высотной поясности, с ориентировкой полос растительности с севера на юг (вдоль оси поднятия) и с амплитудой поясов от вечнозеленых субтропических (теплоумеренных) лесов до субальпийских (холодноумеренных) хвойных (преимущественно темнохвойных). На этой основе приближенно определена высота горного поднятия в эоцене — около 4000 футов (т. е. около 1300 м); предполагается, что отдельные вершины вулканов достигали высоты 6000 футов (около 2 км) и даже 7000 футов. Реконструкция растительности для миоцена показала снижение высоты в районе пересечения оси хребта «желобом» долины р. Снейк до 1000 футов с немногим, из чего делается заключение, что раскол, по-видимому, произошел раньше, а именно в олигоцене. Аксельрод тщательно рассматривает независимо полученные геологические свидетельства, подкрепляющие его заключения. Очень ценны приведенные в работе карты растительных поясов для эоцена и миоцена и гипотетические изогипсы для тех же эпох; карты охватывают весьма обширные пространства и за пределами бассейна р. Снейк, на них показаны местонахождения многочисленных изученных ископаемых флор. На специальной картосхеме предположительно показана эоценовая гидрографическая сеть; гигантская система р. Колумбии в то время еще не сформировалась. Дается региональная схема корреляции эоценовых отложений.

Второй аспект работы, представляющий особый интерес для палеоботаников, палеогеографов и фитогеографов, касается детально разбираемой методики определения абсолютной высоты, на которой существовали те или иные ископаемые флоры. Подробнее эта методика описана в специальной статье Аксельрода (Axelrod, 1965) «Метод определения высот третичных флор», в которой также приводится интересный и важный материал по поясности гор Кордильерской Америки в разные отрезки третичного времени. Сущность метода сводится к следующему. Исследуются серии синхронных ископаемых флор,[1] при этом по крайней мере часть их должна быть расположена у линии древнего побережья моря или океана, создавая отправные точки для отсчета высоты; далее следует определение (исходя из аналогии с современными растительными комплексами) вероятных значений средних годовых температур, при которых существовали изученные флоры; наконец, производится расчет разницы высот между районами, в которых обитали изученные ископаемые комплексы (исходя из ныне наблюдаемого соотношения: при подъеме в горы уменьшение средней годовой температуры на 1° F соответствует увеличению высоты на 278 футов).

Второй этап — расчет средней годовой температуры и подбор современных флор-аналогов — является наиболее уязвимым и требует специальных комментариев, так как известно, что при одинаковой средней годовой температуре могут существовать растительные комплексы с резко неодинаковыми требованиями к температурному режиму вегетационного периода. Подход Аксельрода основан на исследованиях американского климатолога X. Бейли (Bailey, 1960, 1964, 1966), разработавшего графический метод (рис. 1) определения зависимости между средней годовой температурой, разницей температур самого теплого и самого холодного месяцев (последние, измеренные в градусах Фаренгейта, откладываются соответственно на оси ординат и на оси абсцисс номограммы) и еще двумя величинами: эффективной температурой (*ET*) и «умеренностью», или термической выравненностью, климата («temperateness», в поздних работах — «equibility»), обозначаемой символом *M*. Последняя величина, по мнению Аксельрода, должна играть особенно большую роль как при температурном анализе климатических условий существования растительных комплексов прошлого, так и при подборе аналогов им в современном растительном покрове. Она находится как расстояние точки на номограмме, отражающей соотношение в данном географическом пункте среднегодовой температуры и годовой амплитуды температур, от другой точки, характеризующей идеальную термическую выравненность климата; в последней разница средних температур самого теплого и самого холодного месяцев равна нулю, а так называемая эффективная температура равна 57.2° F (около 14° C). Это соответствует полусумме эффективных температур: *ET* 64.4° F (18° C), отмечающей границу тропического климата, при котором все месяцы года имеют среднюю температуру выше 64.4° F, и *ET* 50° F (10° C), маркирующей границу полярного климата, при котором нет ни одного месяца со средней температурой выше этой величины. Кроме того, средняя температура земной поверхности, по Бейли, приближенно равна той же величине — 57.2° F (14° C). Эффективная температура, являющаяся, по Бейли, мерой теплоты и продолжительности лета, может быть рассчитана по формуле:

---

[1] Предполагается датировка флор иными методами, нежели те, что основаны на рассмотрении характера и состава самих флор (желательно — радиометрическими).

$$ET = \frac{64.4WM - 50.0CM}{WM - CM + 14.4},$$

где *WM* — средняя температура самого теплого, а *CM* — самого холодного месяца.

На номограмме точки с одинаковой термической выравненностью *M* образуют концентрические дуги возрастающего радиуса, обращенные вогнутой стороной к упомянутой выше точке идеальной термической выравненности; точки с одинаковой эффективной температурой составляют прямые линии — лучи, сходящиеся вблизи той же точки; по отношению к ним дуги являются почти нормальными (см. рис. 1). Максимальная выравненность ($WM-CM=0$; $ET=57.2°$ F) оценивается как $M=100$. Наконец, в той же плоскости, но из другой точки проведено несколько лучей, по которым находится процент часов с температурой ниже 32° F (т. е. ниже 0° C). Нанося на номограмму данные метеостанций, расположенных в пределах области распространения той или иной формации (или вида), можно на ней оконтурить климатический (термический) «ареал» данной формации; один из таких графиков мы воспроизводим на рис. 1.

Из анализа номограммы ясно, что если в двух парах пунктов разность эффективных температур одинакова, то при большей величине *M* разность средних годовых температур в данной паре точек меньше, чем в паре с меньшей *M*. Иными словами, если изучены две ископаемые флоры, составляющие непосредственный высотный ряд, то чем больше была термическая выравненность климата, тем меньше могла быть разница в абсолютной высоте между территориями этих флор. По мнению Аксельрода и многих других исследователей, третичная растительность в целом существовала в условиях большей термической выравненности климата, чем современная, и это необходимо учитывать при экстраполяции данных о средних годовых температурах на основе изучения современных флор-аналогов; последние необходимо искать в странах со столь же высокой *M*. То, что несоблюдение данного требования может приводить к грубым ошибкам в палеоклиматических реконструкциях, показано на многочисленных примерах в специальной работе Аксельрода и Бейли (Axelrod a. Bailey, 1969).

Метод Бейли—Аксельрода, несмотря на неизбежную идеализацию и упрощение соотношений разных термических параметров климата, представляется интересным и заслуживает апробации. Он устанавливает связь между важными климатическими показателями, остроумно решая задачу графического показа соотношения изменчивости пяти зависимых величин в одной плоскости; он также предполагает более глубокий и разносторонний анализ температурных пределов распространения видов и формаций и требует осторожности при температурных интерпретациях палеоботанических материалов.

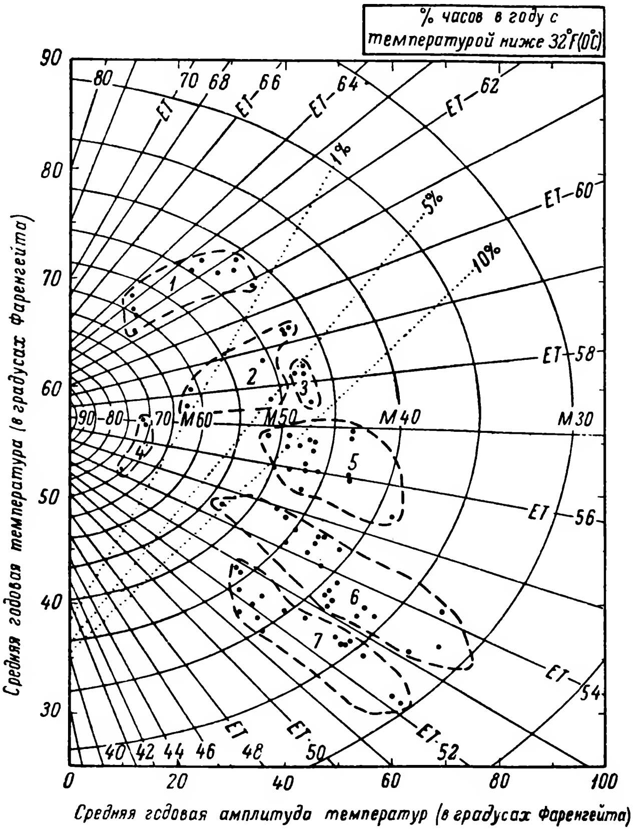


Рис. 1. Эффективные температуры (*ET*) и термическая выравненность климата (*M*) в областях распространения современных формаций — аналогов эоценовых и миоценовых (*точки* показывают соотношение основных климатических показателей в местах расположения метеостанций) (по: Axelrod, 1968, fig. 3).

Формация: *1* — умеренный дождевой лес; *2* — вечнозеленый широколиственный лес (Юго-Восточный Китай, Юго-Восточная Япония); *3* — смешанный мезофитный лес (бассейн р. Янцзы); *4* — леса *Sequoia sempervirens*; *5* — листопадный широколиственный лес; *6* — хвойно-широколиственный лес; *7* — субальпийский хвойный лес (горная темнохвойная тайга). Объяснение показателей *ET* и *M* дано в тексте.

Вместе с тем, применяя этот метод, не следует забывать, что он оперирует лишь со средними месячными температурами, не отражая непосредственно, например, внутримесячную или суточную их контрастность и т. д. При подборе флор-аналогов нельзя забывать о большой приближенности такого приема, поскольку температурные пределы, при которых существует какой-либо вид (в особенности реликтовый), на протяжении всей его истории могли меняться; тем более это относится к древним родам и особенно к формациям. Этот метод дает лишь некоторые общие придержки для реконструкции условий прошлого, что несомненно также весьма ценно.

Третий аспект работы представляет для нас едва ли не самый большой интерес в связи с проблемой происхождения флороценотического комплекса темнохвойной тайги. Автор статьи нанес на карту местонахождения всех известных ему ископаемых флор эоценового возраста на западе США и таким путем приближенно реконструировал расположение высотных зон той эпохи.

Эта картосхема, в виду ее исключительной ценности, воспроизводится на рис. 2; на ней значками показаны местонахождения изученных ископаемых флор. Возраст опорных флор определен на основе датировки подстилающих и перекрывающих (иногда вмещающих) вулканогенных осадков калий-аргоновым методом. Геологическое описание условий залегания вмещающих осадков, описание и фотографии ископаемых остатков и сравнение с ныне существующими комплексами-аналогами дается в работе Аксельрода (Axelrod, 1966) о флоре р. Копер-Бейсн, а также в статье о методе определения высотного положения третичных флор (Axelrod, 1965); к ним я и отсылаю заинтересованных читателей. В статье Аксельрода 1968 года даны обобщенные списки родового состава основных высотных флористических комплексов, выявленных в эоцене и миоцене на весьма обширной территории запада североамериканских Кордильер. Ввиду особой важности материала привожу здесь полностью эти обобщенные списки для эоцена с указанием местонахождений основных изученных флор и датировок.

I. **Субальпийский хвойный лес** (=темнохвойная горная тайга кордильерского типа). Климат холодноумеренный (*ET* 50.0—52.9° F). Местонахождения ископаемых флор: Thunder Mount (*а*),[1] Bullion Gulch (*б*), Bull Run (*в*). Возраст определен: для Thunder Mount — 49±2.0 млн лет назад (образец R-0411, июнь 1964), т. е. средний эоцен (Axelrod, 1965); для Bull Run — 42 млн лет для подстилающего туфа биотитового риолита и 35 млн лет для перекрывающего пепла биотитового риолита; это надежно свидетельствует о позднеэоценовом возрасте вмещающих ископаемые макроостатки озерных отложений (Axelrod, 1965). Ранее эти же флоры датировали поздним миоценом, исходя из состава родов, близкого к современному, мелколистности древесных покрытосемянных, микротермному характеру комплекса (Brown, 1937).

Хвойные (их макроостатки составляют свыше 80% от общего количества образцов, во флоре Bull Run — 99% от общего количества образцов, превышающего 7000): **Abies*, *Larix*, **Picea*, **Pinus*, *Pseudolarix*, *Pseudotsuga*, *Tsuga*, *Chamaecyparis*, *Thuja*, *Sequoiadendron*.

Листопадные широколиственные (обилие непостоянно; увеличение содержания в отдельных сериях образцов могло отражать меньшую высоту участка, а также сукцессионные отношения на местах пожаров, пеплопада и т. д.; так, во флоре Bull Run среди слоев, содержащих остатки почти одних хвойных, встречаются слои с примесью вулканического пепла, именно к ним приурочено появление некоторых лиственных пород; сходные отношения наблюдаются и в ряде других ископаемых флор): *Acer*, *Alnus*, *Betula*, *Populus*, *Ulmus*, *Zelkova*.

Кустарники:[2] *Acer*, *Betula*, *Berberis*, *Comptonia*, *Crataegus*, *Micromeles*, *Holodiscus*, *Mahonia*, *Prunus*, *Rhododendron*, *Ribes*, *Salix*, *Sorbus*, *Vaccinium*, *Viburnum*.

II. **Хвойно-широколиственный лес** (conifer-hardwood forest). Климат прохладноумеренный (*ET* 52.9—54.5° F). Местонахождения флор: Salmon (*г*), Germer Basin (*д*), Coal Creek (*е*), Democrat Creek (*ж*), Copper Basin (*з*) (расположена по соседству с Bull Run; подробнее см.: Axelrod, 1966; Targhee (*и*). Возраст определен: Copper Basin — 40 млн лет, граница среднего и позднего эоцена; Salmon — 45 млн лет, средний эоцен.

---

[1] В скобках указан буквенный индекс, под которым местонахождение данной флоры показано на рис. 2.

[2] Распределение родов по группам жизненных форм приводится согласно Аксельроду.

* Роды, представленные (каждый) 2—4 видами, родственными ныне живущим породам горных лесов Кордильер.

Хвойные (остатки составляют 30% или больше от общего количества): **Abies*, **Picea*, **Pinus*, *Pseudotsuga*, *Pseudolarix*, *Cephalotaxus*, *Tsuga*, *Chamaecyparis*, *Thuja*, *Sequoia*, *Sequioadendron*, *Metasequoia*.

Листопадные широколиственные: *Acer*, *Alnus*, *Aesculus*, *Betula*, *Carya*, *Euonymus*, *Cercidiphyllum*, *Koelreuteria*, *Pterocarya*, *Quercus*, *Ulmus*, *Zelkova*.

Вечнозеленые: *Arbutus*, *Lithocarpus* s. l. (=*Chrysolepis*).

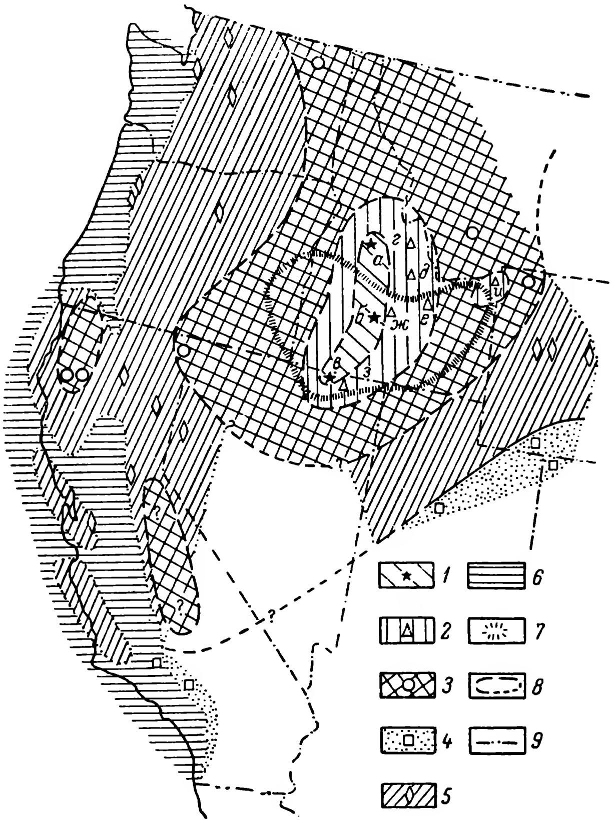


Рис. 2. Распространение эоценовых поясов лесной растительности на территории Запада США (по: Axelrod, 1968, fig. 6A).

Значками показано положение изученных ископаемых флор. *1* — субальпийские хвойные леса (горная темнохвойная тайга); *2* — хвойно-широколиственные леса; *3* — смешанные листопадно-широколиственные леса; *4* — саванна и ксерофитные кустарничковые формации; *5* — вечнозеленые широколиственные леса; *6* — краевая часть акватории Тихого океана в эоцене; *7* — граница современного бассейна р. Снейк; *8* — граница поясов (*короткими черточками* показаны участки, где положение границы выяснено недостаточно); *9* — граница США. Местонахождения ископаемых флор: *а* — Thunder Mount; *б* — Bullion Gulch; *в* — Bull Run; *г* — Salmon; *д* — Germer Basin; *е* — Coal Creek; *ж* — Democrat Creek; *з* — Copper Basin; *и* — Targhee.

Кустарники: *Acer*, *Amelanchier*, *Crataegus*, *Holodiscus*, *Mahonia*, *Prunus*, *Rhododendron*, *Ribes*, *Rosa*, *Sassafras*, *Sorbus*, *Spiraea*.

III. **Смешанный листопадный широколиственный лес** (mixed deciduous hardwood forest). Климат мягкий умеренный (*ET* 59.9 — 64.4° F), 6 местонахождений ископаемых флор.

Хвойные (остатки составляют менее $^1/_4$, исключая остатки гигрофитов — *Taxodium*, *Metasequoia*, *Glyptostrobus*): *Abies*, *Chamaecyparis*, *Glyptostrobus*, *Keteleeria*, *Metasequoia*, *Pseudolarix*, *Torreya*.

Листопадные широколиственные: *Acer*, *Alnus*, *Betula*, *Carya*, *Castanea*, *Cercidiphyllum*, *Dalbergia*, *Diospyros*, *Dipteronia*, *Fraxinus*, *Hydrangea*, *Ilex*, *Juglans*, *Lindera*, *Nyssa*, *Pterocarya*, *Quercus*, *Tilia*, *Ulmus*, *Zelkova*. Вечнозеленые широколиственные: *Alangium*, *Calyptranthes*, *Ficus*, *Ilex*, *Inga*, *Machilis*, *Magnolia*, *Ocotea*, *Persea*, *Quercus*, *Sterculia*. Кустарники: *Amelanchier*, *Berchemia*, *Cassia*, *Comptonia*, *Cornus*, *Mahonia*, *Rhamnus*, *Rhus*, *Rosa*, *Salix*, *Styrax*. Лианы: *Actinidia*, *Tetracera*.

IV. **Вечнозеленый широколиственный лес** (evergreen hardwood forest). Климат теплоумеренный (*ET* 59.9 — 64.4° F). 14 флор. Папоротники: *Dennstaedtia*, *Hemitelia*, *Lastraea*, *Lygodium*. Деревья. Голосемянные: *Cycas*, *Dioon*, *Glyptostrobus*, *Metasequoia*, *Taxodium* (*Ginkgo*, *Pinus*, *Fokienia* — очень редко или отсутствуют). Широколиственные вечнозеленые: *Alangium*, *Annona*, *Astronium*, *Calyptranthes*, *Cedrela*, *Chamaedorea*, *Chaetoptelea*, *Cinnamomus*, *Cordia*, *Cryptocarya* и т. д., всего 31 род. Листопадные (вообще очень редки, за исключением гигрофитов, таких как *Alnus*, *Platanus*, *Salix*): *Acer*, *Ailanthus*, *Alnus*, *Carya*, *Cercidiphyllum*, *Cladrastis*, *Idesia*, *Inga*, *Koelreuteria*, *Platanus*, *Zelkova*. Кустарники: *Hydrangea*, *Ilex*, *Rhamnus*, *Rhus*, *Pterospermus*, *Viburnum*. Лианы: *Actinidia*, *Aristolochia*, *Cissus*, *Cissampelos*, *Callichlamys*, *Davilla*, *Hyperbaena*, *Holmskioldia*, *Petrea*, *Smilax*, *Tetracera*. 5 изученных ископаемых флор этой зоны были расположены на берегу океана; 6 более южных флор (рис. 2) интерпретируются как представляющие скраб и саванну.

В детальной работе, посвященной эоценовой флоре Copper Basin (Axelrod, 1966), автор сопоставляет многие эоценовые виды высотных флор Невады и Айдахо, в том числе виды *Abies*, *Picea*, *Pinus* и др., с ныне живущими видами хвойных горных лесов Кордильер, отмечая в ряде случаев прямую преемственность. По мнению Аксельрода, в ряде групп с эоцена наблюдалось лишь расообразование, в лучшем случае — видообразование, тогда как основные ряды и даже виды к этому времени были уже сформированы. Близость к ныне живущим видам и группам видов отмечается и среди мелколистных древесных двудольных (включая кустарники). В то же время синхронные теплоумеренные вечнозеленые комплексы соседних районов побережья содержат высокий процент экзотических вымерших форм и выглядят более древними.

Таким образом, значение высотной дифференциации растительности для развития флор умеренного и холодноумеренного климата, древность истоков этих флор и их высокий консерватизм (по сравнению с господствовавшими в нижних поясах более теплолюбивыми комплексами) получили прямое палеоботаническое подтверждение.

Смелые, фундаментального значения выводы автора, объясняющего поясностью резкие различия состава соседних синхронных флор (обычно интерпретируемые как различия возрастные), кажутся хорошо обоснованными; это не исключает, конечно, необходимости более детального исследования уже открытых ископаемых флор, равно как и поиска новых в разных частях света. В этом отношении могут оказаться перспективными районы позднемезозойского—раннепалеогенового вулканизма в Северо-Восточной Азии. Важнейшее преимущество исследования Аксельрода — наличие радиометрических датировок. Огромное методологическое значение этих работ заключается в наглядной демонстрации того, что датировки, основанные лишь на рассмотрении характера самих ископаемых флор и проведении аналогии с весьма удаленными районами, легко могут привести к ошибочным заключениям о возрасте, в особенности в горных районах. В этой связи вспоминаются существенные разногласия между исследователями третичных—раннечетвертичных флор горного северо-востока Азии в оценке возраста ряда толщ и свит. Фактор высотной (и зональной) дифференциации растительности должен всегда приниматься во внимание при палеогеографической интерпретации палеонтологических материалов.

Данные Аксельрода помогают объяснить наличие в составе бореальных и гипоарктических флор целого ряда древних, резко обособленных типов, таких как *Calluna vulgaris*, *Nardus stricta*, *Rubus chamaemorus* и многих других. Вспомним, что эти факты и ранее интерпретировались многими фитогеографами на основе косвенных сопоставлений как результат древнего развития многих элементов северных флор в условиях высокогорий, располагавшихся вблизи побережья океана.

Что же касается полемики о происхождении темнохвойнотаежного флористического комплекса, то материалы работ Аксельрода дают прямой и недвусмысленный ответ на один из основных дебатировавшихся вопросов: да, темнохвойные леса действительно существовали в виде особого пояса в горах умеренных широт по крайней мере с эоцена. Это не отрицает того, что некоторые виды темнохвойных пород могли входить и входят сейчас в состав более теплолюбивых умеренных (редко — теплоумеренных) комплексов низкогорного пояса. Но у них, по крайней мере на протяжении всего третичного периода, была и своя, «суверенная», область развития, где уже к тому времени сформировался фитоценотический строй горной темнохвойной тайги.

Если последующие исследования подтвердят и другой тезис Аксельрода о том, что многие эоценовые хвойные являются близкими прототипами видов, ныне обитающих примерно в тех же районах, тогда потребуется объяснить, когда же был период непрерывного расселения общих предков восточноазиатских и западноамериканских родов и секций темнохвойных пород. Дело в том, что палеоген был временем тектонического покоя, общего выравнивания рельефа и, кроме того, общего потепления климата (палеоцен—средний эоцен); в этот период горнотаежные комплексы не могли активно расселяться и находили убежища, в частности, в районах локальных очагов вулканизма. С позднего же миоцена, когда горнотаежные комплексы спустились на равнины в приберингийском секторе (Hopkins, 1967; Wolfe a. Leopold, 1967), видовой состав их по обоим берегам Берингова моря уже существенно различается. Не является ли это косвенным указанием на то, что периодом становления и широкого расселения темнохвойнотаежного комплекса была эпоха мезозойского орогенеза (в основном меловое время), когда и была заложена основа рельефа горных стран северо-востока Азии и северо-запада Северной Америки?

Этот интересный ботанико-географический вопрос непосредственно вытекает из материалов рассмотренной выше статьи Аксельрода.

Б. Неогеновые темнохвойные леса на низменном западном побережье высокоарктической территории Канады

Рассмотрим другой (хотя и более частный) вопрос, связанный с историей темнохвойной тайги и служивший предметом дискуссии — существовала ли темнохвойная тайга на территории третичной Арктики. Одну из крайних позиций в этом вопросе занимал М. Г. Попов (1949), считавший, что тайга как комплекс впервые сложилась именно на территории Арктики в конце третичного периода в связи с похолоданием климата и деградацией арктотретичных лесов (точнее их более холодостойких «пребореальных» дериватов). Как стало ясным после работ Аксельрода, темнохвойные леса в горах умеренного пояса существовали намного раньше. С другой стороны, Толмачев (1943, 1954, 1964, и др.), обосновывая гипотезу происхождения таежного комплекса в горах лесной зоны, высказал точку зрения, что территория Арктики вообще избежала таежной фазы, так что ивняки и ольховники юга тундровой зоны, возможно, являются прямыми производными деградировавших арктотретичных лесов. При этом Толмачев указывал на отсутствие остатков темнохвойных пород в составе третичных (и позднемеловых) флор высокой Арктики и на то, что в составе современной арктической флоры практически отсутствуют пережитки таежной фазы.[1] Вместе с тем он подчеркивал, что для более уверенного решения вопроса необходимо заполнить разрыв, существующий в палеоботанической летописи высокоширотных территорий, приходящийся на интервал между палеогеном и поздним плейстоценом.

---

[1] Юрцев (1966а) обратил внимание на то, что отсутствие таежных реликтов во флоре современной Арктики (исключая южные части тундровой зоны) может объясняться

Более поздние исследования палеоботаников показали, что и в составе классических арктотретичных (палеогеновых) флор Гренландии и Шпицбергена был представлен род *Picea* (Florin, 1963). В ряде работ констатируется значительное участие пыльцы ели в спорово-пыльцевых комплексах из палеогеновых отложений Шпицбергена и Исландии (Askelsson, 1947; Manum, 1962). Фридрих (Friedrich, 1966) отмечает сходство семян *Picea microsperma* (Heer) Friedrich из эоценовых вулканогенных отложений северо-западной Исландии, содержащих семена, споры и пыльцу, с семенами современной *P. glauca* (Moench) Voss — основного лесообразователя таежной зоны Северной Америки. Подчеркну, что все эти данные относятся к горным районам Арктики.

Палеоботанические исследования последнего десятилетия на северо-востоке СССР и на Аляске, в том числе и на территории современных материковых тундр, показали, что в конце неогена (вплоть до начала плейстоцена) здесь повсеместно господствовали темнохвойные леса, пережившие несколько этапов изменения и обеднения состава хвойных и очищения от примеси неморальных видов (Васьковский, 1963; Петров, 1966; Wolfe a. Leopold, 1967; Дорофеев, 1968; Wolfe, 1969; Баранова и др., 1970; Кац и др., 1970; Hopkins и др., 1971, и др.).

Так, уже в позднем миоцене на Аляске господствовали богатые тсугово-еловые леса с небольшой примесью неморальных деревьев; из кустарников подлеска наиболее широко были распространены виды *Vaccinium*, *Rhododendron*, *Spiraea* («Гомерианская стадия», см. Wolfe a. Leopold, 1967). Следующая, Клэмгалчская, стадия, датируемая плиоценом, характеризовалась постепенным обеднением состава хвойных деревьев, выпадением неморальных элементов.

Огромный интерес представляет недавнее обнаружение на северном побережье п-ова Сьюард (Западная Аляска), в долине р. Инмэчак (недалеко от Полярного круга), ископаемых остатков погребенного лавой пойменного темнохвойного леса; возраст лавы, определенный калий-аргоновым методом, оказался равным 5.7 ± 0.2 млн лет, т. е. среднеплиоценовым (Hopkins и др., 1971); в это время Берингийский мост суши существовал (Hopkins, 1967). Из макроостатков идентифицированы *Picea glauca*, *P. mariana* (Mill.) Britt. (шишки, хвоя), *P.* cf. *sitchensis* (Bong.) Carr. (хвоя), *Pinus monticola* Dougll. (укороченные побеги с 5 хвоинками), *Tsuga heterophylla* (Raf.) Sarg. (хвоя), *Symphoricarpos* sp. (семена), *Vaccinium* sp. (семена), *Carex* spp. (семена нескольких видов), *Cyperus* spp. (семена несколько видов). Спорово-пыльцевой спектр содержит пыльцу по крайней мере двух видов *Picea* (всего 28% от общего числа пыльцевых зерен), *Abies* (единичные зерна), *Pinus* (оба подрода; всего 6.2%), *Tsuga* cf. *heterophylla* (11%), *T.* cf. *mertensiana* (единичные), *Abies* (единичные), *Larix* или *Pseudotsuga* (2.8%), *Cupressaceae* (? — 0.2%),[1] *Cyperaceae* (1%), *Gramineae* (0.2%), *Salix* (0.2%), *Alnus* (по крайней мере два типа пыльцевых зерен; всего 13.8%), *Betula* (древесного типа, 22.8%), *Corylus* (11.0%), *Onagraceae* (включая *Epilobium* и *Oenothera*; 0.6%), *Ericales* (по крайней мере 3 типа пыльцевых зерен; всего 10.4%), *Symphoricarpos* (0.2%), не

резким несходством экологической обстановки в Арктике и под пологом темнохвойных лесов. Тем не менее такие преимущественно тундровые виды, как *Pyrola grandiflora*, *Lycopodium selago* ssp. *arcticum* и некоторые мхи (например, *Hylocomium splendens* var. *alascanum*), очевидно, представляют генетически таежный элемент в арктической флоре. Толмачев и Юрцев (1970), рассматривая эти факты, отметили также, что значительная общность в составе таежных трав и кустарничков между Северной Азией и Северной Америкой требует допущения, что в прошлом в приберингийских районах северная граница темнохвойной тайги проходила намного севернее, чем теперь.

[1] Авторы предполагают, что эта пыльца принадлежала *Chamaecyparis* sp.; один из видов этого рода сейчас обитает в горных лесах тихоокеанского побережья южной Аляски.

определенные зерна — 1.2%, всего 2500 пыльцевых зерен. В настоящее время в районе взятия пробы (шахта Lava Camp) развита тундровая растительность с локальными зарослями ольховника на склонах и с пойменными ивняками, среди которых встречается и тополь. Ближайшие местонахождения ели (*Picea glauca*) расположены в 65 км к югу и востоку. В данном ископаемом комплексе характерные виды современных бореальных таежных лесов Аляски и Канады (*Picea glauca*, *P. mariana*) сочетаются с древесными породами притихоокеанских кордильерских темнохвойных лесов (*P. sitchensis*, *Tsuga heterophylla*, *T. mertensiana*, *Pinus monticola* и др.), что свидетельствует о намного более мягких зимах той эпохи; однако климатические условия летнего периода могли быть достаточно континентальными.

В тех же отложениях обнаружено значительное количество ископаемых остатков насекомых (преимущественно жуков), состав которых говорит об обилии открытых частично заболоченных участков и водоемов; часть видов открытых участков сохранилась в этом районе и впоследствии, когда территория оказалась в тундровой зоне.

Сопоставление состава ископаемой флоры с р. Инмэчкак с приблизительно синхронными (клэмгалчскими) ископаемыми флорами из более южных и более северных районов Аляски привело авторов к заключению о существовании уже в то время широтной дифференциации темнохвойных лесов на северо-западе Северной Америки. Так, на юге Аляски, в районе зал. Кука, еще встречались *Glyptostrobus*, *Ulmus*, *Diervilla* и *Pterocarya*, из которых последний вид был известен и с южного побережья п-ова Сьюард; присутствие редких пыльцевых зерен *Tilia* в этих флорах и на Прибыловых островах авторы склонны объяснять дальним переносом пыльцы. *Corylus* и *Symphoricarpus* встречались и на северном побережье п-ова Сьюард. Где-то здесь, вблизи полярного круга, проходила северная граница распространения богатых темнохвойных лесов; еще севернее — в ископаемой палинофлоре с р. Кивалины (северное побережье зал. Коцебу) — уже отсутствует пыльца пихты, тсуги, кипарисовых, лиственницы и снежной ягоды, господствует пыльца ели, сосны и древесной березы (континентальная тайга юконского типа).

И все же перечисленные факты не говорят ничего о том, как далеко продвигались в высокие широты темнохвойные леса в позднетретичное время. Следует помнить, что на протяжении значительной части неогена и плейстоцена полярная граница суши проходила (по крайней мере на востоке Сибири и в Канаде) у северного края современного континентального шельфа, местами на несколько сот километров севернее, чем сейчас.

Поэтому заслуживают особого внимания появившиеся недавно сообщения об открытии массовых остатков темнохвойных пород на северо-западе Канадского архипелага — в составе так называемой формации Бофор, а также на Земле Элсмира, т. е. в типичной высокоширотной Арктике (72—82° с. ш.), поблизости от окраины континентального шельфа (Tozer, 1956; Thorsteinsson a. Tozer, 1961; Craig a. Fyles, 1961, 1965, и др.). Более молодые ископаемые находки веточек ели с погрызами бобров найдены также в межледниковых отложениях на Земле Банкса (Craig a. Fyles, 1965).

Монографическое изучение формации Бофор еще не закончено.[1] Поэтому даже очень краткие сведения о составе ископаемых остатков, о характере вмещающих отложений и об условиях их залегания, приводимые в недавно опубликованной статье Хилза и Огилви (Hills a. Ogilvie, 1970), представляют немалый интерес. Статья посвящена новоописанию вымершего вида ели, открытого в ходе изучения формации.

Формация Бофор слагает приморскую низменную равнину западной окраины Канадского арктического архипелага от южного предела Земли Банкса на север до о. Мейген (Meighen). Низменность заполнена отложениями рек, которые текли с основной, приподнятой части архипелага; на последней повсеместно выходят на поверхность коренные породы. В период отложения осадков формации Бофор суша стояла высоко, преобладали процессы размыва; проливов (между современными островами) не существовало, о чем свидетельствует залегание слоев, не согласующееся с очертаниями современных проливов.

---

[1] Согласно личному сообщению Д. Хопкинса, в настоящее время монографическое исследование формации Бофор проводится Л. Хилзом.

В составе формации Бофор выделяются две толщи: нижняя (X), мощностью до 130 футов, состоящая из мелкого и среднего песка, глины и древесного торфа, и верхняя (Y), с двумя подразделениями. Нижнее из них, представляющее русловой аллювий, состоит из средне- и крупнозернистого песка и имеет мощность до 90 футов; в ней содержатся многочисленные неспрессованные стволы деревьев, но остатки шишек не найдены. Верхнее, мощностью от 90 до 120 футов, сложено галькой, гравием и крупным песком с прослоями неспрессованной древесины до 3 футов толщины и 200—300 футов длины. Здесь обнаружены шишки *Picea*, *Larix*, *Pinus* и шишечки ольхи. Шишки ели были собраны в количестве 300, в отличной сохранности. Когда они были высушены, многие шишки открылись, и легкое потряхивание приводило к массовому высыпанию семян.

Возраст формации точно не установлен. Разные авторы относят ее к концу третичного периода или началу четвертичного, либо же выделяют в ней позднетретичную и раннечетвертичную части. Вмещающие отложения не содержат морской фауны и не могут быть датированы радиоуглеродным методом, применимым лишь в интервале до 40 тыс. лет. Поэтому предположение о возрасте формации основано лишь на сопоставлении состава ископаемых остатков с полнее изученными ископаемыми флорами из других районов.

Хилз определил в отложениях формации Бофор с Земли Банкса пыльцу и споры следующих групп растений (перечислены в порядке убывания обилия): *Picea*, *Tsuga*, *Ericaceae*, *Larix*, *Lycopodium*, *Osmunda*, *Alnus*, *Pterocarya*, *Betula*, *Salix*, *Acer* (редко), *Carya* (редко), споры мхов (редко). Этот комплекс сопоставляется со сходной по составу поздней Гомерианской свитой западной Аляски (Кугарокские галечники) и датируется предположительно поздним миоценом или ранним плиоценом.

Прежние исследователи (Craig a. Fyles, 1965), относя описанные слои к концу плиоцена—раннему плейстоцену,[1] отмечали, что присутствие примеси пыльцы широколиственных пород легко может быть объяснено переотложением ее из подстилающей третичной толщи; образцы из коренных торфяников не содержат такой пыльцы. Однако следует учитывать и ту возможность, что аналогичный комплекс на северо-западе Канадского архипелага занял господствующее положение раньше, чем на равнине Аляски, расположенной намного южнее.

Специальная часть статьи Хилза и Огилви содержит диагноз нового вида, графики и таблицы отражающие результаты массового промера различных элементов морфологии шишки, сопоставление нового вида по этим показателям с различными ныне живущими видами елей, соображения об эволюции елей и превосходные фотографии шишек, чешуй и семян *Picea banksii*. Из ныне живущих видов елей к *P. banksii* по совокупности показателей наиболее тесно примыкает *P. glauca* (белая ель — white spruce) — один из двух основных лесообразователей современных таежных лесов равнин Северной Америки. Таким образом, в отложениях древней приморской высокоширотной низменности можно видеть следы простиравшейся до этих широт древней таежной зоны, вероятно оформившейся как зональный тип ландшафта в высоких широтах несколько раньше, чем на равнинах современной таежной зоны.

Сопоставление *P. banksii* по ряду количественных показателей с разными современными видами елей приводит авторов к выводу, что этот вид является чуть ли не анцестральным типом для основных групп современных елей как из секции *Picea*, так и секции *Omorica* s. l. (incl. *Casicta*; Бобров, 1971). Такое суждение, основанное лишь на «нумерических» сопоставлениях *P. banksii* по ограниченному числу признаков с ограниченным числом видов, представляется мне довольно легковесным. Ценность работы, однако, заключается не в эволюционных построениях авторов, а в богатом фактическом материале об одном из первых равниннотаежных видов ели, одном из первых «строителей» циркумполярной таежной зоны.

---

[1] По зарубежной стратиграфической шкале. Согласно принятой в СССР шкале, это соответствует среднему—позднему плиоцену.

Хочется выразить надежду, что материалы монографического изучения ископаемых остатков формации Бофор будут вскоре опубликованы в более развернутом виде.

Общие итоги изложенных выше новых палеоботанических материалов по истории темнохвойных лесов можно сформулировать в виде следующих основных положений.

1. Доказано, что уже в эоцене — на фоне общего тектонического покоя, постепенного сглаживания мезозойских горных сооружений, общей тенденции к потеплению климата — верхний пояс растительности более высоких горных поднятий местами был образован темнохвойными лесами; по составу пород они были уже довольно близки к современным темнохвойным горным лесам тех областей, в которых найдены их остатки.

2. Можно предположить, что ранний (возможно, основной) период широкого расселения темнохвойных пород в горных районах северного полушария совпал с эпохой мезозойского орогенеза, характеризовавшейся к тому же климатом менее теплым, чем климат палеоцена и эоцена. Несмотря на эпизодическое участие некоторых темнохвойных пород в составе арктотретичных смешанных неморальных лесов (особенно в горных районах) «елеподобные» хвойные имели свою «эколого-географическую нишу» в верхнем поясе гор северного полушария, где с конца мелового периода и мог сформироваться сам фитоценотический строй горной темнохвойной тайги. Более мягкий, термически выравненный, гумидный климат позднего мела—раннего палеогена был причиной того, что обстановка в верхних поясах гор северного внетропического пояса, вероятно, отчасти приближалась к таковой в «поясе туманов» современных горных лесов влажной субтропической зоны. Можно предположить, что интенсивное выщелачивание лесных почв горных склонов в условиях продолжительного умеренно прохладного влажного лета уже тогда создавало дефицит оснований, несколько восполнявшийся внутрипочвенным подтоком с вышерасположенных частей склонов; каменистые вершины и гребни гор, не имевшие дополнительного притока оснований, очевидно, характеризовались наиболее олиготрофным режимом почв, благоприятствовавшим развитию покровов кустистых лишайников с вкраплениями олиготрофных светолюбивых кустарничков и трав под пологом разреженных и угнетенных древостоев и в крупных просветах среди них. На крутых склонах, под пологом сомкнутых темнохвойных лесов, очевидно, создавались оптимальные условия для пышного развития покрова «блестящих» зеленых мхов, таежных кустарничков и таежного мелкотравья. И наконец, в нижних частях и на шлейфах склонов, на днищах горных долин (в пределах того же пояса), на более плодородных почвах, по-видимому, резко увеличивалось участие неморальных трав, кустарников и невысоких деревьев.

3. Нередко рассматриваемые в качестве «геологически молодых» флороценотические комплексы горных темнохвойных лесов оказались весьма консервативными и сравнительно слабо изменились с конца эоцена. Более теплолюбивые лесные комплексы, населявшие равнины и нижние пояса гор умеренных и северных широт в позднемеловое время и в палеогене, претерпели с тех пор коренные преобразования, существенно обеднены и сохранились в изолированных рефугиумах, в значительной степени к югу от области их первоначального развития.

4. Имеются серьезные основания считать, что формирование таежного ландшафта на северных равнинах началось в высоких широтах раньше, чем в умеренно северных, по-видимому, уже в миоцене. Одним из источников формирования здесь равнинной тайги могли явиться горные темнохвойные леса высокоширотных территорий, возможно, столь же древние, как и горные темнохвойные леса умеренных широт. Нет оснований отрицать и процесса вторичной ассимиляции спустившимися на равнины темнохвойными лесами некоторых элементов неморальных арктотретичных смешанных лесов (особенно на местообитаниях с более богатыми почвами), хотя часть представителей в целом неморальных групп могла войти в состав горнотаежного комплекса гораздо раньше. Становлению зонально-таежных ландшафтов на северных равнинах, помимо похолодания климата, по-видимому, благоприятствовало и прогрессирующее выщелачивание почв.

5. Даже после смыкания темнохвойных лесов северных областей в циркумполярную или почти циркумполярную зону процесс смешения темнохвойных пород, сформировавшихся в разных (главным образом горных) районах, происходил в весьма ограниченных размерах (так, виды пихт, и отчасти елей группируются в ряды, распространенные преимущественно с севера на юг или приуроченные к отдельным горным странам (см.: Маценко, 1964; Бобров, 1971); напротив, обмен был гораздо сильнее выражен среди видов таежного мелкотравья и таежных кустарничков и особенно среди таежных мхов (Толмачев, 1954; Kornas, 1970), расселявшихся в обстановке выравненного микроклимата под пологом таежных древостоев.

ЛИТЕРАТУРА

Баранова Ю. П., С. Ф. Бискэ, И. А. Кулькова. (1970). Основные этапы истории развития рельефа и растительности Северо-Востока СССР в палеогене и неогене. В сб.: Сев. Ледов. океан и его побережье в кайнозое. — Бобров Е. Г. (1971). История и систематика рода *Picea* A. Dietr. Нов. сист. высш. раст., 7. — Васильев В. Н. (1944). О взаимоотношениях «маньчжурской» и «охотской» растительности и флоры. Бот. ж., 29, 5. — Васильев В. Н. (1955). Рецензия на книгу: А. И. Толмачев. К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. Бот. ж., 40, 6. — Васьковский А. П. (1963). Очерки стратиграфии антропогеновых отложений Крайнего Северо-Востока Азии. Мат. по геол. и полезн. ископ. Сев.-Вост. СССР, 16.— Геология Арктики. (1964). Доклады на Международном симпоз. по геол. Аркт., М. — Дорофеев П. И. (1964). Развитие третичной флоры СССР по данным палеокарпологических исследований. Автореф. докт. диссерт. — Дорофеев П. И. (1965). О некоторых проблемах истории флоры. Бот. ж., 50, 11. — Дорофеев П. И. (1968). Палеокарпологические данные к истории третичных флор Севера Восточной Сибири. В сб.: Кайнозойск. истор. Полярн. бассейна. . . — Дорофеев П. И. (1969). Миоценовая флора Мамонтовой горы на Алдане. — Дорофеев П. И. (1970). Третичные флоры Урала. — Кац Н. Я., С. В. Кац, Р. Е. Гитерман, А. В. Шер. (1970). О нижнеплейстоценовой флоре восточной части Приморской низменности. В сб.: Сев. Ледов. океан и его побережье в кайнозое.— Коржинский С. И. (1899). Растительность. В статье: Россия. Энцикл. словарь Брокгауза—Эфрона, 27. — Корчагин А. А. (1945). Происхождение темнохвойных лесов Евразии. Научн. сесс. Ленингр. унив., секц. геогр. — Краснов А. Н. (1894). Из поездки на Дальний Восток Азии. Заметки о растительности Явы, Японии и Сахалина. Землеведение, 2—3. — Криштофович А. Н. (1957). Палеоботаника. 8-е изд. — Криштофович А. Н. (1958). Происхождение флоры Ангарской суши. Мат. по ист. фл. и растит. СССР, 3. — Крылов П. Н. (1898). Тайга с естественно-исторической точки зрения. — Маценко А. Е. (1964). Пихты восточного полушария. Флора и сист. высш. раст., 13. — Петров О. М. (1966). Стратиграфия и фауна морских моллюсков четвертичных отложений Чукотского полуострова. — Попов М. Г. (1949). Очерк растительности и флоры Карпат. — Сочава В. Б. (1930). К фитосоциологии темнохвойного леса. Ж. Русск. бот. общ., 15, 1—2. — Сочава В. Б. (1944). О генезисе и фитосоциологии аянского темнохвойного леса. Бот. ж., 29, 5. — Сочава В. Б. (1946). Вопросы флорогенеза и филоценогенеза маньчжурского смешанного леса. Мат. по ист. фл. и растит. СССР, 2. — Сочава В. Б. (1956). Темнохвойные леса. В кн.: Растит. покров СССР, 1. — Сочава В. Б. (1969). Тайга как тип природной среды. В кн.: Южн. тайга Приангарья. — Толмачев А. И. (1943). К вопросу о происхождении тайги как зонального растительного ландшафта. Сов. бот., 4. — Толмачев А. И. (1944). Об условиях существования третичных флор Арктики. Бот. ж., 29, 2. — Толмачев А. И. (1949). Еще несколько мыслей о происхождении тайги. Изв. Геогр. общ., 81, 1. — Толмачев А. И. (1951). О некоторых архаичных чертах растений тайги, их экологической и исторической обусловленности. В Сб. памяти П. Н. Крылова. — Толмачев А. И. (1954). К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. — Толмачев А. И. (1964). Теоретические проблемы изучения флоры Арктики. Пробл. Севера, 8. — Толмачев А. И. и Б. А. Юрцев. (1970). История арктической флоры в ее связи с историей Северного Ледовитого Океана. В сб.: Сев. Ледов. океан и его побережье в кайнозое. — Хохряков А. П. (1965). Археофиты и неморальный комплекс во флоре тайги. Бот. ж., 50, 2. — Юрцев Б. А. (1966а). Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры. — Юрцев Б. А. (1966б). Обсуждение перспектив разработки основных проблем истории флоры и растительности Севера СССР (Арктика, таежная зона, гольцы). Бот. ж., 51, 5. — Askelsson J. (1947). Er hin smásaeja Flóra surtarbrandslaganna vaenleg til könnunar? Skýrs. Menntask. Reykjavik 1945—1946. — Axelrod D. I. (1965). A method for measuring the altitudes of Tertiary floras. Paleobotanist, 14, 1. — Axelrod D. I. (1966). The Eocene Copper Basin flora northeastern Nevada. Univ. Calif. Publ. in Geol. Sci., 59. — Axelrod D. I. (1968). Tertiary floras and topographic history of the Snake River Basin, Idaho. Geol. Soc. Amer. Bull., 79. — Axelrod D. I. a. H. P. Bailey. (1969). Palaeotemperature analysis of Tertiary floras. Palaeogeogr., Palaeoclim., Palaeoecol., 6. — Bailey H. P. (1960). A method of determining the warmth and temperateness of climate. Geogr. Ann., 42. — Bailey H. P. (1964). Toward a unified concept of the temperate climate. Geogr. Rev., 54. — Bailey H. P. (1966). The mean annual range and standart deviation as measures of dispersion of temperature the annual mean. Geogr. Ann., 48A. — Brown R. W. (1937). Additions to some fossil floras of the western United States. U. S. Geol. Surv. Prof. Paper, 186-j. — Craig B. G. a. I. G. Fyles. (1961). Pleistocene geology of Arctic Canada. Geol. of the Arctic. — (Craig B. G. a. I. G. Fyles) Крег Б. и Дж. Файлс. (1965). Четвертичный период в арктических областях Канады. В сб.: Антропоген. период в Арктике и Субарктике. — Florin R. (1963). The distribution of conifer and taxad genera in time and space. — Friedrich W. (1966). Zur Geologie von Brjauslaekur (Nordwest-Island) unter besonderer Berücksichtigung der fossilen Flora. Sonderv. Geol. Inst. Univ. Köln. — Hills L. V. a. R. T. Ogilvie. (1970). *Picea banksii* n. sp., Beaufort Formation (Tertiary), northwestern Banks Island, Arctic Canada. Canad. J. Bot., 48, 3. — Hopkins D. M. (1967). The Cenozoic history of Beringia. — A synthesis. The Bering Land Bridge.[1] — Hopkins D. M., J. V. Matthews, J. A. Wolfe a. M. L. Silberman. (1971). A Pliocene flora and insect fauna from the Bering Strait region. Palaeogeogr., Palaeoclim., Palaeoecol., 9. — Kornas J. (1970). *Thuja plicata — Tsuga heterophylla* forest at Lake McDonald, Glacier National Park, U. S. A., and its phytogeography. Fragm. florist. et geobot., 16, 1. — Manum S. (1962). Studies in the Tertiary flora of Spitsbergen, with notes on Tertiary floras of Ellesmere island, Greenland and Iceland. N. Polarinist Skrift., 125. — Thorsteinsson R. a. E. T. Tozer. (1961). Structural history of the Canadian Arctic Archipelago since Precambrian time. Geol. Arctic, 1 (Русск. перевод см.: Геология Арктики [1964]). — Tozer E. T. (1956). Geological reconnaissance, Prince Patrick, Eglington, and western Melville Islands, Arctic Archipelago, Northwestern Territory. Geol. Surv. Canada, 55, 5. — Wolfe J. A. (1969). Neogene floristic and vegetational history of the Pacific Northwest. Madroño, 20, 3. — Wolfe J. A. a. E. B. Leopold. (1967). Neogene and Early Quaternary vegetation of northwestern North America and northeastern Asia. In: The Bering Land Bridge.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 21 XII 1971).

---

[1] См. рецензию Б. А. Юрцева в Бот. журн., 56, 8 (1971).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 634.0.17 (470.32)

С. И. Машкин. Дендрология Центрального Черноземья. Систематика, кариология, география, генезис, экология и использование местных и интродуцированных деревьев и кустарников. Том I. Изд. Воронежск. унив., Воронеж, 1971 : 1—344, 35 илл., библ. 551, тираж 4000. Ц. 1 р. 40 к.

O. A. SVYAZEVA. *S. I. MASHKIN.* THE DENDROLOGY OF THE CENTRAL BLACK SOIL ZONE. TAXONOMY, KARYOLOGY, GEOGRAPHY, GENESIS, ECOLOGY AND UTILISATION OF LOCAL AND INTRODUCED TREES AND BUSHES. VOL. I. 1971

Изучению флоры Центрального Черноземья на протяжении двух столетий крупнейшие флористы и систематики уделяли много внимания. Тем не менее создание С. И. Машкиным «Дендрологии Центрального Черноземья», обобщающей огромный фактический материал о дикорастущих и интродуцированных деревьях и кустарниках этого района, можно было бы только приветствовать. Однако вышедший в свет I том «Дендрологии» разочаровывает.

Этот том представляет собой часть монографии «Конспект дикорастущих и интродуцированных видов деревьев и кустарников Центрального Черноземья», охватывающий 742 вида древесных растений. Описание 425 видов войдет во II том, в котором также будут подведены итоги интродукции древесных пород в Центральном Черноземье. Общую оценку «Дендрологии» можно будет дать только после выхода в свет II тома. Здесь же нам хочется остановиться на замеченных ошибках и недостатках I тома.

Автором «Дендрологии» используются материалы, собранные им на протяжении более чем 20-летней работы по изучению дендрофлоры рассматриваемого района, а также заимствованные из литературных источников. Длительная работа по сбору материала для «Конспекта» позволила Машкину детально обследовать Центральное Черноземье и выявить ранее неизвестные интродуцированные здесь виды. Но, несмотря на это, «Конспект» не дает представления о том, какие из интродуцированных видов имеются в Центральном Черноземье в настоящее время, так как автор приводит устаревшие сведения; самые поздние данные — 9—10-летней давности, а многие ссылки относятся к 1947—1953 гг. По ссылкам на литературные источники более чем 20-летней давности можно получить представление об истории интродукционной работы, о способности ряда видов расти в этом районе, но не об их наличии на данной территории в настоящее время. Это особенно касается видов, которые, по указаниям Машкина, разводятся в единичных случаях. Имеется ли в настоящее время в Центральном Черноземье *Platanus orientalis* L.? (В 1946 г. был один экземпляр высотой 1.5 м в вегетативном состоянии; его зимостойкость — III—IV балла, т. е. в суровые зимы обмерзали многолетние ветви или очень сильно отмерзала не только крона, но и часть ствола вплоть до корневой шейки — стр. 235). То же относится и к *Acer shirasawanum* Koidz. (в 1952 г. один «молодой экземпляр» высотой 0.57 м был на Липецкой станции — стр. 70), к *Clematis heracleifolia* DC., *C. lasiandra* Maxim., *C. flammula* L. (почти 20 лет назад они выращивались в одном из пунктов Липецкой области, обмерзая до корневой шейки — стр. 237), к *Diospyros lotus* L. (в 1946 г. был один экземпляр высотой 1.5 м в вегетативном состоянии, при зимостойкости в III балла) и т. д. Автору перед изданием книги следовало бы проверить наличие этих видов в указанных пунктах или выделить подобные растения в отдельный список, отметив виды, выращивавшиеся в прошлом, но ныне отсутствующие в обследуемом районе, а также виды, судьба которых неизвестна.

В 1962 г. вышла книга Н. К. Вехова и В. Н. Вехова «Хвойные породы Лесостепной станции. (Итоги интродукции)». К сожалению, Машкин, указывая эту книгу в списке литературы, не воспользовался приводимыми в ней сведениями. Поэтому в «Конспект» попали виды, испытанные на Лесостепной станции (Липецкая обл.)

и оказавшиеся, по данным этих авторов, совершенно незимостойкими: это — *Abies cephalonica* Loudon (по Машкину, ее зимостойкость II—III (IV) балла — стр. 27), *Picea sitchensis* (Bong.) Carr. (стр. 42—43). *Pinus funebris* Kom. (стр. 46—47), *Ginkgo biloba* L. (стр. 25). В то же время в «Конспекте» отсутствует хорошо зимующая и засухоустойчивая *Abies lasiocarpa* (Hook.) Nutt.

Совершенно недопустимо включение в «Конспект» сведений об отдельных растениях, а иногда и целых видах, представленных в культуре однолетними особями (*Carya pecan* (Marsh.) Engl. et Graebn. в заповеднике «Лес на Ворскле» — стр. 171; *Juglans sieboldiana* Maxim., там же — стр. 176; *Colutea arborescens* L. — стр. 197) или 2—3—4-летними экземплярами (*Abies nordmanniana* (Stev.) Spach в заповеднике «Лес на Ворскле» — стр. 29; *Betula jacquemontii* Spach — стр. 94; *B. krylovii* G. Kryl. — стр. 94; *B. nigra* L. — стр. 97; *Campsis radicans* (L.) Seem. — стр. 107; *Lonicera muscaviensis* Rehd. — стр. 122; *Juglans rupestris* Engelm. — стр. 176; *Amorpha paniculata* Torr. et Gray — стр. 187; *Cercis siliquastrum* L. — стр. 196; *Gleditschia caspica* Desf. — стр. 205; *Fraxinus chinensis* Roxb. — стр. 223; *Rhamnus oleoides* L. — стр. 245; *Persica vulgaris* Mill. — стр. 297 и т. д.). Многие из этих растений имеют в Центральном Черноземье низкую зимостойкость (обмерзание в суровые зимы многолетних ветвей и части ствола до корневой шейки), а некоторые находятся здесь на северном пределе их культивирования. Поэтому писать об успешной интродукции этих видов надо особенно осторожно и только после длительных многолетних наблюдений.

Во многих случаях вызывает недоумение указываемый балл зимостойкости. Как понять, например, зимостоек ли в Центральном Черноземье *Acer circinatum* Pursh? 8 экземпляров его в возрасте 23 лет растут на Лесостепной опытной станции, причем указываются баллы зимостойкости I—II (IV) (стр. 61). Балл I означает, что «порода совершенно зимостойкая, в суровые зимы не повреждается», а балл IV характеризует породу, «у которой в суровые зимы очень сильно отмерзает не только крона, но и значительная часть ствола вплоть до корневой шейки» (стр. 17). Может быть, приводимые баллы относятся к разным экземплярам, или к экземплярам различного географического происхождения, или к особям, выращиваемым в разных экологических условиях? Ответа на эти вопросы «Конспект», к сожалению, не дает, а без этого подобные данные мертвы и не принесут пользы работникам зеленого строительства, лесоводам и интродукторам. В том случае, когда интродуцируемые растения одного вида выращиваются в нескольких пунктах и зимостойкость их в этих пунктах различна, автору следовало бы указывать баллы зимостойкости для каждого местонахождения отдельно, а не обобщать их, как это сделано для *Biota orientalis* Endl. —I—II (V) (стр. 18), *Juglans regia* L. — (I)II—III(IV), *J. rupestris* Engelm.—I—IV (стр. 176) и многих других видов. В ряде случаев автор для отдельных местонахождений характеризует зимостойкость таким образом: «зимостойка», «зимует хорошо», «зимует без повреждений», «имеет место подмерзание отдельных побегов» (стр. 294) и т. д. Замена словесной характеристики зимостойкости на баллы сделала бы описания более четкими и сравнимыми.

Для каждого вида в «Конспекте» указывается географическое распространение, однако в этом разделе автором допущено множество ошибок: *Larix sibirica* Ledeb. не указана в Зап. Китае и Монголии (стр. 33), *Picea obovata* Ledeb. — в Сев. Монголии (стр. 40), *P. schrenkiana* Fisch. et Mey. — в Зап. Китае (стр. 42), *Pinus pumila* (Pall.) Regel — на Камчатке (стр. 52), *P. sibirica* Du Tour — в Сев. Монголии (стр. 53), *P. sylvestris* L. — в Сев. Монголии и Сев.-Вост. Китае (стр. 54), *Taxus baccata* L. — в Прибалтике (стр. 58), *Alnus hirsuta* Turcz. — на Камчатке, Охотском побережье, южных Курильских островах, в Приморском и Хабаровском краях, в Амурской обл. (стр. 88), *A. japonica* Sieb. et Zucc.— на Южном Сахалине и Курильских островах (стр. 89) и т. д.

Иногда описание ареала составлено так небрежно, что не дает представления о действительных областях произрастания вида (*Picea obovata* Ledeb. — «Предуралье до центральной части Якутии, Забайкалье, Охотское побережье» — стр. 40).

Сообщая в введении к «Конспекту» порядок описания видов, автор указывает, что после названия вида на латинском и русском языках дается «литературный источник, в котором описан впервые вид или содержится его характеристика» (стр. 14). Можно приветствовать, что почти для каждого вида есть ссылка на «Флору СССР» и «Деревья и кустарники СССР», где читатель может подробнее узнать об интересующих его видах. Однако отсутствие у многих видов ссылок на первоописание, а приведенные вместо этого ссылки на работу Редера «Manual of cultivated trees and shrubs hardy in North America», на «Деревья и кустарники СССР» или другие издания дезинформируют читателя; вследствие этого невозможно пользоваться указанным разделом в описаниях видов. Мы имеем в виду такие растения, как *Picea asperata* Mast. (стр. 35), *P. koyamai* Shiras. (стр. 39), *Alnus viridis* DC. (стр. 90), *Betula carpatica* Waldst. et Kit. (стр. 90), *B. krylovii* G. Kryl. (стр. 94), *Caragana sophoraefolia* Bess. (стр. 195), *Colutea brevialata* Lange (стр. 197), *C. media* Willd. (стр. 198), *Fraxinus chinensis* Roxb. (стр. 223), *Rhamnus oleoides* L. (стр. 245) и т. д.

Машкин при составлении «Дендрологии» в вопросах систематики придерживался, вероятно, «Флоры СССР» и издания «Деревья и кустарники СССР». Со времени выхода в свет этих сводок прошло уже немало лет. За это время появилось новое издание «Международного кодекса ботанической номенклатуры». Но автор не принял его во внимание. В результате часть видов оказалась приведенной под названиями, являющимися синонимами. Так, вместо *Maclura pomifera* (Raf.) Schneid. приводится ее синоним — *M. aurantiaca* Nutt.; *Paeonia suffruticosa* Andr. приведена под названием *P. arbo-*

rea Donn; *Picea abies* (L.) Karst. — под названием *P. excelsa* Link; *Larix gmelinii* (Rupr.) Kuzeneva — под названием *L. dahurica* Turcz. и т. д.

Машкин придерживается также старых сокращений фамилий авторов: Ldb. вместо Ledeb. (*Abies sibirica* — стр. 30, *Larix sibirica* — стр. 33, *Picea obovata* — стр. 40, *Betula tortuosa* — стр. 100 и др.); Rgl. вместо Regel (*Betula maximowiczii* — стр. 96, *B. schmidtii* — стр. 99 и др.); Lge. вместо Lange (*Colutea brevialata* — стр. 197); Bge. вместо Bunge (*Berberis integerrima* — стр. 82, *Lonicera chamissoi* — стр. 115) и т. д.

Не всегда удвоена гласная в видовом эпитете: *Betula gmelini* Bge. (стр. 93) вместо *B. gmelinii* Bunge; *Lonicera alberti* Rgl. (стр. 113) вместо *L. albertii* Regel; *L. fernandi* Franch. (стр. 118) вместо *L. fernandii* Franch.; *Viburnum sargenti* Koehne (стр. 134) вместо *V. sargentii* Koehne; *Colutea lindemanni* V. Krecz. (стр. 200) вместо *C. lindemannii* V. Krecz. и т. д.

У ряда видов при видовых эпитетах пропущен автор базионима: *Chamaecyparis lawsoniana* Parl. (стр. 18), *Picea jezoensis* Carr. (стр. 39), *P. sitchensis* Carr. (стр. 42), *Pinus pumila* Rgl. (стр. 52) и т. д., а должно быть: *C. lawsoniana* (Murr.) Parl., *P. jezoensis* (Sieb. et Zucc.) Carr., *P. sitchensis* (Bong.) Carr., *P. pumila* (Pall.) Regel.

Не всегда можно согласиться с переводом автором некоторых латинских названий на русский язык: *Pinus monticola* Dougl. — сосна белая западная (стр. 48), f. *albospicata* Beissn. — бело-пестрая (стр. 22), f. *umbraculifera* Beissn. — подушкообразная (стр. 23), *Lonicera muscaviensis* Rehd. — жимолость мускавиензис (стр. 122) и др.

Весьма неудачно данное автором во «Введении» (стр. 3) определение жизненных форм: деревьев и кустарников («. . . высшие сухопутные растения, имеющие дву- или многолетний стебель с воздушными почками возобновления, вторичным утолщением и наличием листопада»), и, может быть, результатом этого является отсутствие четкого представления о жизненной форме некоторых видов: *Acer barbinerve* Maxim. (Д. до 12 м выс. или крупный к. — стр. 60), *A. campestre* L. (Д. до 15 (на Кавказе — до 25) м выс. или крупный к. — стр. 60), *Alnus subcordata* C. A. Mey. (Д. 15—20 м выс. или к. — стр. 89), *Cercis griffithii* Boiss. (К. или д. 4—10 м выс. — стр. 196), *Sambucus coerulea* Raf. (Большой к. или д. до 15 м выс. — стр. 128) и т. д.

Выше уже отмечалась недостаточная унификация в описаниях видов при характеристике зимостойкости. То же самое следует сказать и о характеристике частоты встречаемости вида в культуре; автор пользуется следующим веером определений: разводится крайне редко, изредка, довольно редко, очень редко, не особенно редко, нечасто, в единичных случаях и т. д. Вследствие неясных представлений автора в вопросах внутривидовой систематики в описаниях вида термином «формы» обозначаются не только формы, но и разновидности и подвиды (стр. 61, 66, 67, 108, 126, 137, 219 и т. д.).

Нет унификации сокращений названий одних и тех же литературных источников: Dict. ed. 8 (1759) № 1 (стр. 25) и Gard. Dict. ed. VIII (1768) № 3 (стр. 288), Pinetum (1858) 128 (стр. 32) и Pin., ed. II (1828) (стр. 50) и т. д.

В книге много опечаток или ошибок (список опечаток отсутствует). Их можно найти и в цитатах при описаниях вида, особенно в ссылках на год издания литературного источника: *Abies alba* Mill. — 1759 год вместо 1768 (стр. 25), *Picea jezoensis* (Sieb., et Zucc.) Carr. — 1885 г. вместо 1855 (стр. 39), *Pinus nigra* Arn. — 1755 г. вместо 1785, и др., а также в латинских названиях: на стр. 35 напечатано *Picea alkockiana* Carr. вместо *P. alcockiana* Carr., на стр. 64 — *Acer monospessulanum* L. вместо *A. monspessulanum* L., на стр. 94 — *Betula jaequemontii* Spach вместо *B. jacquemontii* Spach, на стр. 244 — *Rhamnus imertina* Booth вместо *R. imeretina* Booth и т. п.

Перечень ошибок, к сожалению, этим не исчерпывается; это тем досаднее, что многие из них могли быть устранены при более тщательном редактировании книги.

С. И. Машкиным проделан большой труд по сведению в единое целое разрозненных материалов о деревьях и кустарниках Центрального Черноземья, однако, судя по вышедшей части «Конспекта», эта работа проделана автором недостаточно критически. В результате в «Конспект» попали данные, например данные Грабовской (1949 г.) о развитии сеянцев в заповеднике «Лес на Ворскле», которые включать в «Дендрологию» не следовало.

Справочник «Деревья и кустарники СССР» имел задачу «подвести итоги ассортименту древесных и кустарниковых пород, растущих дико, культивируемых или заслуживающих быть введенными в культуру на открытом воздухе в СССР» (т. VI : 3). Сведения об интродуцированных видах в этом издании были недостаточно полными из-за отсутствия в период создания «Деревьев и кустарников СССР» подробных сводок по отдельным районам СССР. «Дендрология Центрального Черноземья» могла бы стать хорошим дополнением к шести томам упомянутого справочника; но невысокий научный уровень I тома, множество ошибок и неточностей говорят о том, что хорошего дополнения к «Деревьям и кустарникам СССР», к сожалению, не получилось.

О. А. Связева.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 27 V 1972).

УДК 019.941 : 002.01 : 592/599

E. Mayr. Principles of systematic zoology. McGrow Hill, New York, 1969 : 1—428. Doll. 12. 50. (Э. Майр. Принципы зоологической систематики. Перевод М. В. Мины под ред. и с предисл. В. Г. Гептнера. Изд. «Мир», М., 1971 : 1—454. Ц. 2 р. 99 к.)

A REVIEW BY A. K. SKVORTSOV

Книга Майра написана зоологом для зоологов. И тем не менее она в высшей степени интересна и для тех, кто работает в области систематики растений. Ботаника и зоология уже в течение полутора-двух столетий существуют как вполне самостоятельные, мало связанные друг с другом отрасли науки; ботаническая и зоологическая систематика идут каждая своим путем, разрабатываются каждая своими деятелями, преподаются каждая на своих кафедрах, дискутируются каждая на своих форумах. Из такого положения вещей проистекают высказываемые часто суждения, что не только технические и номенклатурные приемы, но и принципиальные методологические вопросы и обобщения в систематике растений могут быть (или даже должны быть) существенно иными, чем в систематике животных. Ознакомление с книгой Майра убеждает в прямо противоположном: в полном сходстве (а вернее — тождестве) проблем, стоящих перед систематиком-зоологом и систематиком-ботаником; дискуссии и борьба мнений в обеих областях идут по одинаковым направлениям и приводят к одинаковым результатам. И это вполне понятно: ведь основные механизмы эволюции у животных и у растений одни и те же; систематика же имеет задачей дать объективное отображение результатов эволюции. Поэтому есть все основания говорить о биологической систематике как о единой науке.[1]

Автор книги, Эрнст Майр — один из крупнейших мировых авторитетов в области орнитологии, теории эволюции и теории систематики. Его книги, посвященные общим проблемам эволюции и систематики, получили широкое распространение и признание и все были переведены на русский язык. Это — «Систематика и происхождение видов с точки зрения зоолога» (1942, русский перевод — 1947), «Методы и принципы зоологической систематики» (написано совместно с Э. Дж. Линсли и Р. Л. Юзингером, 1953, русский перевод — 1956), «Зоологический вид и эволюция» (1963, русский перевод — 1967).

Рецензируемая книга представляет собой значительно переработанное второе издание «Методов и принципов». По сравнению с изданием 1953 года не только увеличен общий объем книги, обновлены примеры и ссылки и т. п.; главное, чем отличается рецензируемая книга от своей предшественницы, — это значительное усиление акцента на принципиальные вопросы, на теорию систематики. Если книга 1953 года была руководством для начинающих зоологов-систематиков, то изданный теперь труд адресован, по словам автора, не только тем, кто учится, но, «возможно, еще в большей мере тем, кто учит». Такое «повзросление» книги, может быть, отчасти объясняется тем, что и сам автор «повзрослел» с 1953 г. (тогда ему было 49 лет). Но основная причина усиления теоретического акцента, конечно, не в этом, а в том, что на протяжении последних 10—15 лет наблюдается резкое усиление интереса к систематике, небывалое расширение и обновление ее методов, рост количества публикаций и т. п. — короче говоря, настоящий ренессанс систематики. Но всякий подлинный ренессанс может происходить только на новой основе; он не может быть возвратом к прошлому, каким бы «золотым веком» это прошлое ни казалось. Отсюда острая необходимость новой, соответствующей современному состоянию биологии, разработки основ систематики, определения места и значения систематики в ряду других современных биологических дисциплин. Откликом на эту необходимость и является книга Майра. Правда, Майр — не единственный. За последние годы поток книг, симпозиумов и журнальных статей, посвященных теории и методам биологической систематики, как за рубежом, так отчасти и у нас, увеличился необычайно. Но книга Майра несомненно одна из лучших, и, конечно, она заслуживала перевода предпочтительно перед многими другими сочинениями.

Книга состоит из вступительной главы, трактующей о сущности систематики как науки, и трех основных разделов, первый из которых излагает принципы зоологической систематики (главы 2—5), второй — методы (главы 6—11) и третий — применение правил зоологической номенклатуры (главы 12—13; этот раздел для ботаника малоинтересен, и его в нашем обзоре мы затрагивать не будем).

---

[1] Здесь уместно напомнить, что в свое время С. Я. Парамонов («Советская ботаника», № 6—7, 1940), чтобы выразить единство ботанической и зоологической систематики, создал термин «биосистематика». К сожалению, впоследствии этот же термин был снова предложен (Camp and Gilly, Brittonia, vol. 4, 1943) в очень суженном и явно неудачном значении — для обозначения популяционной систематики, противопоставляемой систематике классической (словно эта последняя была не биологической, а филологической или астрономической). В дальнейшем понимание термина «биосистематика» в ботанике еще более сузилось и теперь почти стало синонимом прежних названий «кариосистематика» или «цитосистематика». В книге Майра ни термин «биосистематика», ни аналогичный ему термин «биотаксономия» (предложенный в 1952 г. зоологом Шильдером) не упоминаются вовсе.

Во вступительной главе автор очень верно и ясно определяет своеобразие подхода к своему предмету и специфику образа мышления, свойственных биологу-систематику. Если во всех отраслях «функциональной биологии» усилия исследователей направлены на то, чтобы выявить процессы и механизмы, общие для всех организмов (или по крайней мере для крупных их групп), то систематику прежде всего интересуют индивидуальные, неповторимые свойства каждого таксона. Автор справедливо замечает, что такой подход не только правомерен, но и необходим для того, чтобы служить противовесом крайним функционалистским и редукционистским тенденциям и обеспечивать биологии здоровую сбалансированную разносторонность.

К сожалению, определение содержания самой систематики как науки не столь четко и удачно. Автор признает, что термины «систематика» и «таксономия» до последнего времени рассматривались как синонимы. Однако теперь он считает полезным разграничить смысл этих терминов. Таксономия, по Майру, есть «теория и практика классификации организмов», систематика же есть «наука о разнообразии организмов». Такое разграничение звучит совсем неубедительно. Само определение «наука о разнообразии» настолько расплывчато и неопределенно, что под него можно подвести множество проблем, заведомо лежащих в рамках различных биологических дисциплин, а не только систематики. Например, изучение различных способов передвижения организмов в пространстве вполне можно рассматривать как изучение «разнообразия организмов», но разве это систематика? Впрочем, попытка отличить систематику от таксономии лучше всего опровергнута самим автором: и названия всех разделов книги, и все содержание соответствуют тому определению, которое автор дает таксономии, в заглавии же самой книги выставлено слово «систематика».

Мне кажется, что причиной путаницы в понятиях является традиционная для английских и американских авторов привязанность к термину «классификация». Следуя этой привязанности, Майр таксономию определяет как классификацию. Однако как натуралист и эволюционист он, конечно, не может тут же не почувствовать, что очерчиваемое подобным определением содержание слишком бедно, формально и мало биологично. Тогда ему и приходится выдвигать «систематику» в качестве иного, отличного от таксономии и более биологичного понятия. Между тем самым правильным было бы вообще исключить термин «классификация» из обихода биологической систематики. Основная задача нашей дисциплины — построение естественной системы, и эта задача хорошо выражается термином «систематика». «Система» же и «классификация» — далеко не синонимы; с семантической и логической стороны это хорошо показали, например, Буман и др. (Bumann et al., 1968. Studien zur Wissenschaftstheorie, Bd. 2 : 149).

В той же вводной главе Майр подчеркивает недостаточную изученность систематического состава мировой фауны. В некоторых группах беспозвоночных число описанных видов предположительно составляет всего около 10% от числа существующих. К сожалению, почти неизбежно, что в течение ближайших десятилетий благодаря быстро прогрессирующему нарушению естественных биотопов тысячи видов исчезнут с лица земли, так и не будучи открытыми и описанными. «Но разве обнаружить еще неизвестные проявления жизни на нашей планете не так же важно, как и нанести на карту звездного неба новые пятнышки?» — не без основания (и не без горечи) спрашивает автор (стр. 19; здесь и далее цитаты даются по оригинальному изданию).

В первом основном разделе книги («Принципы») особенно интересна глава 4 — «Теории биологической классификации и их история». Являются ли объектом биологической систематики фенотипы или же генотипы организмов? Несмотря на очевидную принципиальную важность этого вопроса, систематики обычно либо вовсе избегают его ставить и ясно на него отвечать, либо же высказываются в пользу фенотипа. Большая и влиятельная английская школа «фенетической» систематики даже написала слово фенотип на своем знамени. Ту же самую или очень близкую (хотя и не всегда явно высказываемую) позицию занимают и многочисленные представители «числовой систематики». Майр дает противоположный ответ: «Организмы должны классифицироваться в соответствии с содержанием информации, заложенной в их генетической программе». . . «Мы классифицируем таксоны (=генотипы), а не признаки (=фенотипы)» (стр. 75). Объединение нескольких таксонов в один таксон высшего ранга отражает наличие у них «общих компонентов анцестральной генетической программы» (стр. 77). Такой ответ следует признать безусловно правильным. Более того, если придерживаться филогенетической систематики, то иного ответа нельзя и дать.

Фенетическую школу и родственные ей направления Майр обозначает известным термином «номинализм». По мнению Майра, «номинализм» в систематике «не имеет здоровой теоретической основы» (стр. 69). Можно выразить сомнение в том, что термин «номинализм» здесь используется удачно; вероятно, лучше подошло бы обозначение «позитивизм», ибо и сами «фенетики», в лице своих главных идеологов, Джилмура и Волтерса, производят свои взгляды от логического позитивизма Дж. Ст. Милля (Cf. Gilmour and Walters, 1963, Philosophy and classification, — Vistas in botany, vol. 4).

Будучи убежденным сторонником филогенетической систематики, Майр, однако, не принимает чисто «кладистической» точки зрения Хеннига (W. Hennig), справедливо указывая на то, что Хенниг замечает в эволюции только один ее элемент — расщепление стволов или отщепление ветвей филогенетического древа, но не видит другого, не менее важного элемента — изменения этих стволов и ветвей с течением времени.

Еще Г. Гельмгольц в своей известной речи «Об отношении естественных наук к науке в целом» (1862) ставил вырабатываемую систематиками иерархию таксонов на одну доску с физическими законами, отмечая, что систематическая группировка таксонов так же, как и законы физики, дает возможность предсказывать частные явления. Эта важная мысль вновь была подхвачена Ремане (A. Remane, 1952, Die Grundlagen des natürlichen Systems); Майр также в специальном параграфе останавливается на обосновании тезиса, что естественная система обладает всеми атрибутами научной теории. Соответственно этому, естественная система, как и любая научная теория, никогда не сможет достигнуть абсолютной законченности.

Содержащийся в той же главе 4 очерк истории развития теоретических представлений систематики, хотя и интересен, но не во всем удачен. В частности, совершенно невозможно согласиться с той характеристикой, которую Майр дает взглядам Линнея. По Майру, «Линней, будучи великим обновителем номенклатуры и составителем чрезвычайно полезных каталогов названий и диагнозов, в своих философских принципах обращался вспять, к схоластической философии средних веков и Аристотеля» (стр. 58). Линней будто бы оценивал значимость таксономических признаков априорно, подобно Кювье (стр. 61). И даже знаменитый афоризм Линнея: «не признаки создают род, а род создает свои признаки» — даже этот афоризм объявляется простым производным от аристотелевской логики (стр. 93)! В целом взгляды Линнея обозначаются Майром как «аристотелевский эссенциализм» и противопоставляются эмпиризму. Тут что ни тезис, то сильное искажение подлинного лица Линнея. Откуда же оно взялось у Майра, который, будучи сам натуралистом, казалось бы, должен был превознести натуралиста Линнея? Тем более, что в своей более ранней работе (1957, in Amer. Assoc. Advanc. Sci. Publ., vol. 50) Майр верно характеризовал Линнея как эмпирика-натуралиста. Единственно возможное объяснение — это то, что Майр не очень вникал в сочинения самого Линнея, а положился в своих суждениях на неоднократно цитируемую им статью Кэйна (A. Cain, 1958, Proc. Linn. Soc. London, vol. 169). А эта статья, как я уже имел случай показать (Скворцов, 1967, Бюлл. МОИП, т. 72, № 5), содержит немало прямых передержек. Линней — проницательный и здравомыслящий натуралист, хотя и не лишенный некоторого педантизма, но во всяком случае вполне чуждый схоластике и субъективистской софистике; никакого духовного сродства с современным позитивизмом у Линнея нет. И вот за это-то воинствующий позитивист Кэйн и изображает Линнея как схоласта-ретрограда, нимало не стесняясь тем, что подлинные слова самого Линнея начисто опровергают все то, что хочет приписать Линнею Кэйн.

Две главы (2 и 3) посвящены рассмотрению основной систематической категории — вида. Для Майра «виды животных — не человеческое изобретение; они также и не типы в смысле Платона и Аристотеля; они — нечто такое, что не имеет эквивалента среди неживых предметов» (стр. 25). «Виды — это группы скрещивающихся между собой естественных популяций, которые репродуктивно изолированы от других подобных групп» (стр. 26). Такое определение вида Майр считает «биологическим», потому что оно «использует критерии, которые бессмысленны в применении к миру неживых объектов» (стр. 26). Тем самым Майр еще раз отмежевывается от «фенетической» школы. Впрочем, следовало бы добавить, что критерии «биологического определения» вида не могут быть применены и к живым объектам, если эти объекты изучаются не на популяционном, а, например, на тканевом или клеточном (или молекулярном) уровне.

Как поясняет Майр, выдвижение на первый план критерия репродуктивной изоляции не означает, что установление видовых границ невозможно без наблюдения самого процесса скрещивания. Опытный систематик может быстро и с высокой степенью достоверности сделать заключение об отсутствии или наличии репродуктивной изоляции между популяциями даже на основании изучения мертвых музейных образцов.

Майр — известный сторонник концепции политипического вида. Первая книга, принесшая ему известность, — «Систематика и происхождение видов» (1942) — была, в сущности, посвящена пропаганде концепций подвида и политипического вида. Однако теперь отношение Майра к подвиду стало гораздо более сдержанным. «Изучение популяционной структуры вида показывает, что обычное деление вида на подвиды отображает реальное положение вещей весьма неадекватно, а иногда даже и вовсе неверно» (стр. 48). Поэтому подвид — это в сущности всего лишь «произвольная конструкция для облегчения внутривидовой классификации» (стр. 42).

Как и в своих прежних книгах, Майр очень рельефно излагает основные черты современной популяционной, «новой» систематики. Впрочем, «у каждого поколения — своя новая систематика, и то, что мы считаем новой систематикой в 1968 году, через 50 лет может оказаться очень старой систематикой» (стр. 50—51).

Еще в 1931 г. Майр предложил понятие «надвида» для обозначения группы аллопатрических рас, имеющих определенные отличия одна от другой. В рецензируемой книге это понятие вновь выдвигается. Очевидно, «надвиды» Майра вполне соответствуют географическим рядам ботаников комаровской школы. Но надвид не имеет в зоологической систематике юридического статуса; кодекс зоологической номенклатуры вообще не предусматривает таксонов промежуточного ранга между подродом и видом. Ботаник, имеющий в своем распоряжении series и sectio, тут может выразить коллегам-зоологам свое сочувствие (и вместе с тем некоторое недоумение: вольно́ же вам останавливаться перед затруднениями, которые ничего не стоит преодолеть). Но еще большее недоумение вызывает следующее обстоятельство. С одной стороны, Майр указывает, что расы, входящие в состав надвида, удовлетворяют всем критериям вида. С другой стороны, он их почему-то обозначает как «полувиды». Но «полувид» опять-таки не имеет законного номенклатурного статуса! Да простят меня коллеги-зоологи, но мне, право, кажется, что уважаемый автор заблудился в трех соснах. Иначе почему же вид не назвать видом? Надо думать, не случайно понятия «викарирование» или «викарирующие виды», имеющие такое большое значение в систематике и географии растений, Майром даже не упоминаются.

Надвидовые таксоны определяются Майром как «агрегации родственных видов». Интересен тезис автора, что «большинство правильно очерченных надвидовых таксонов, особенно на уровне рода и семейства, занимает четко определенную нишу или адаптивную зону» (стр. 88). В систематике растений (по крайней мере высших) определить общую адаптивную зону семейства, а тем более порядка, не всегда удается. Например, какова общая адаптивная зона сем. *Ranunculaceae* в отличие от сем. *Rosaceae*, или сем. *Cruciferae* в отличие от сем. *Caryophyllaceae*? Экология растений, особенно при рассмотрении ее в эволюционном аспекте, по-видимому, более многогранна и потому хуже изучена, чем экология животных. Но, с другой стороны, очевидно, у ботаников и зоологов исторически сложился не совсем одинаковый подход к определению рангов таксонов. Выше мы уже упоминали, что у зоологов нет категорий секции и ряда. Группа видов, которую ботаник принял бы за секцию, зоологом принимается за род, а крупный род ботаника, вроде *Carex*, зоолог принял бы за семейство.

Раздел «Методы» открывается тезисом, под которым подпишется и каждый систематик-ботаник: «Коллекция достаточных размеров столь же необходима систематику, как электронные микроскопы, ультрацентрифуги и тому подобное оборудование для биолога, работающего на клеточном и молекулярном уровнях» (стр. 101).

Далее обсуждаются различные проблемы кураторства. При этом довольно правильно и тактично затрагиваются и некоторые этические аспекты. Недаром автор много лет является директором Зоологического музея Гарвардского университета. «Аксиома, что систематические коллекции — это общая собственность науки, а не какого-либо учреждения или куратора, получает все более широкое признание» (стр. 111),— справедливо утверждает автор. Только надо бы еще добавить, что эту аксиому нельзя рассматривать как вектор, стрелка которого направлена только в одну сторону — от больших коллекций в пользу всех желающих этими коллекциями пользоваться; не менее существенна и стрелка, направленная в обратную сторону и обязывающая в равной мере и небольшие учреждения, и отдельных работников делать свои сборы общим достоянием и вносить вклад в пополнение больших коллекций.

Нужно в принципе одобрить и рекомендацию автора — не стремиться непременно все инсерируемые новые поступления сразу определить до вида; такое стремление на практике часто приводит к загромождению коллекций неверными определениями. Лучше вкладывать не вполне точно определенный материал в общую обложку рода или семейства, уже это вполне обеспечит доступность материала для специалиста.

Чрезвычайно интересна глава 7, посвященная таксономическим признакам. Как мы уже отмечали выше, Майр считает, что объектом систематики являются генотипы; однако признаки, по его мнению, имеют фенотипический характер. И с этим тоже нельзя не согласиться, ибо это вполне соответствует соотношению самих понятий «генотип» и «фенотип». Таксон есть носитель определенного генотипа. Но генотип как таковой мы увидеть и пощупать не можем (как не можем пощупать и любую другую информацию); о генотипе мы всегда судим на основании фенотипа.

Все мы знаем, что количество и качественное разнообразие признаков, которые могут быть использованы для систематики, в сущности безграничны. И тем не менее очень компактный (всего 15 страниц текста), но мастерски составленный обзор признаков, используемых в систематике животных, производит сильное впечатление. Таксономические признаки — какой это поток интереснейших биологических фактов! А ведь мы наверняка не узнали бы огромного большинства этих фактов, если бы ограничились в изучении живой природы только функционалистским, генерализующим направлением.

Глава 8 посвящена анализу изменчивости. Хотя автор и констатирует (в общем, вероятно, правильно), что фенотипическая изменчивость представляет для систематика-зоолога меньшую трудность, чем для ботаника, тем не менее приводимый им случай с систематикой пресноводных моллюсков очень любопытен. Некогда два французских зоолога насчитали в фауне Франции 251 вид рода *Anodonta*. Впоследствии же оказалось, что все это — формы изменчивости (в основном фенотипической) всего лишь двух видов.

Очень кратко рассматриваются методы количественной оценки изменчивости и изображения ее с помощью графиков, диаграмм и схем.

В главе 9, посвященной принятию таксономических решений на видовом уровне, особенно интересно обсуждение проблемы таксономического ранга аллопатрических рас. Автор рассуждает так: «популяции, которые связаны переходами (интерградируют), принадлежат к одному виду; отсюда можно сделать и обратное заключение: популяции, которые не связаны интерградацией, не принадлежат к одному виду. Однако это последнее заключение, если его приложить к аллопатрическим популяциям, будет противоречить правилам логики. Географическая изоляция не является внутренним изолирующим механизмом, и нет гарантии, что морфологический гиатус, обусловленный временным прекращением потока генов, является в то же время доказательством возникновения изолирующих механизмов» (стр. 196). Для признания аллопатрических рас видами автор рекомендует считать достаточными различия такого же масштаба, какие наблюдаются в рамках того же рода между симпатрическими видами. Эту аргументацию нельзя не признать очень слабой. Чем именно «противоречит правилам логики» признание видами разделенных четким гиатусом аллопатрических рас — автор не поясняет. Да этого и нельзя объяснить, ибо никакого прегрешения против правил логики в таком признании нет; оно не противоречит и принятому автором в главе 2 определению вида. Автор делает сам ошибку. Логическую ошибку, именуемую petitio principii (подмена объекта суждения). Майр до сих пор везде принимал за виды определенные популяции с их генотипами; эволюция вида рассматривалась как эволюция этих генотипов. И вдруг оказывается, что для признания видового ранга генотип вида в целом не имеет никакого значения, а важно лишь одно-единственное свойство этого генотипа: наличие в нем генетического изолирующего механизма. Между тем известно, что нередко этот внутренний изолирующий механизм отсутствует даже между видами, филетически весьма далекими один от другого. Сам Майр отмечает, что у птиц отряда гусиных не представляет редкости межродовая гибридизация. В ботанике примеры еще многочисленнее и показательнее. Например, в южной Якутии и в Прибайкалье березы *Betula pubescens* и *B. middendorffii*, принадлежащие к разным секциям, свободно скрещиваются между собой, образуя подчас значительные популяции с полной интерградацией всех признаков. Признание решающей роли внутреннего изолирующего механизма — это несомненно крупная уступка тому самому типологизму, против которого Майр энергично воюет уже с 1942 г.

Глава 10 трактует о «процедуре классификации» — различных методах объединения видов в таксоны высших рангов. Здесь автор еще раз высказывается в пользу оценки каждого признака с филогенетической точки зрения и выражает свое сдержанное отношение к фенетическим и нумерическим методам. «Некоторые исследователи, пользующиеся электронными вычислительными машинами, полагают, что стоит лишь довериться этой машине, как станут ненужными и теория, и даже сама необходимость мыслить. — Ничего не может быть более далекого от истины» (стр. 208). «Конечный продукт фенетических операций — скорее схема для определения, нежели биологическая теория» (стр. 208). Но вместе с тем, конечно, и естественную систему можно рассматривать как систему хранения и выдачи информации. С этой точки зрения таксономическую значимость признака можно принять за меру «количества филетической информации, содержащейся в этом признаке» (стр. 218).

Хорошо продумана и очень полезна и в практическом, и в этическом аспектах глава 11, содержащая советы по подготовке таксономических публикаций. Некоторые поистине «золотые слова» отсюда нельзя не процитировать: «Значительная часть научной литературы довольно недолговечна. . . Но это не относится к систематике, где приходится обращаться к работам многих минувших поколений — вплоть до 1758 года,[1] и даже к более ранним. . . Систематик должен стараться, чтобы качество его публикуемых работ соответствовало подобному долголетию» (стр. 287). «Одна из важнейших обязанностей исследователя — надлежащим образом отметить все услуги, которые ему были кем-либо оказаны» (стр. 289). «Особое внимание надо уделять пунктуации, правильному написанию названий и всякого рода числовых данных и дат» (стр. 292).

Сама книга Майра может служить образцовым примером научной публикации. Логическая структура и рубрикация книги четки и легко обозримы. Язык прост, ясен и краток (что не мешает ему быть местами несколько приподнятым или полемически заостренным). Всюду излагается только существо дела; никакой «воды», никаких хитросплетений словесной мудрености. Библиографический аппарат безупречен. Опечаток нет. Начавши читать книгу, трудно от нее оторваться.

Вполне удовлетворительно по качеству и русское издание.

Кто хочет по-настоящему почувствовать двух современной систематики, пусть прочтет книгу Майра.

А. К. Скворцов.

Московский государственный
университет.

(Получено 24 IV 1972).

---

[1] Начальный пункт отсчета приоритета в зоологической номенклатуре — 10-е издание «Systema Naturae» Линнея (1758).

ИСТОРИЯ НАУКИ

УДК 92 : 58.08 : 581.55

М. В. МАРКОВ

НИКОЛАЙ ФЕДОРОВИЧ ЛЕВАКОВСКИЙ — ПЕРВЫЙ РУССКИЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЬ В ОБЛАСТИ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЙ ФИТОЦЕНОЛОГИИ

(28 IV 1833—26 IV 1898)

(К 100-летию со дня опубликования работы Н. Ф. Леваковского «К вопросу о вытеснении одних растений другими»)

M. V. MARKOV. NIKOLAY FYODOROVICH LEVAKOVSKY — THE FIRST RUSSIAN STUDENT IN THE FIELD OF EXPERIMENTAL PHYTOCOENOLOGY. (28 IV 1833—26 IV 1898)

Как это ни странно, эксперимент в фитоценологии применяется в очень ограниченном масштабе, несмотря на то что только с его помощью можно установить причины и закономерности, определяющие состав, строение и динамику растительного покрова и слагающих его фитоценозов. Объясняется это не только сложностью постановки эксперимента в природных условиях, но и тем, что до сих пор у исследователей нередко нет достаточно ясного представления о том, что содержанием фитоценоза, его существом, являются те сложные биоценотические отношения, которые связывают все компоненты фитоценоза в единую, сложную, развивающуюся в пространстве и времени систему, внешним проявлением которой и являются состав, строение и динамика фитоценоза.

Мысль о том, что между растениями, живущими совместно, существуют сложные взаимоотношения, возникла раньше, чем оформилась геоботаника как наука о растительном покрове, причем довольно рано эти взаимоотношения определялись как борьба за существование. Громадную роль при этом сыграла книга Ч. Дарвина «Происхождение видов путем естественного отбора или сохранение избранных пород в борьбе за существование» (1859 г.). Основные положения теории Дарвина были сочувственно встречены передовыми русскими натуралистами. Эти идеи стали для казанских ботаников уже в 70-е годы прошлого столетия основой маршрутных исследований флоры и растительности края и углубленного стационарного изучения взаимоотношений между компонентами растительного покрова. Последнее направление исследований связано с именем профессора Казанского университета Николая Федоровича Леваковского (см. Марков, 1952). Н. Ф. Леваковский первый в России стал заниматься экспериментальным изучением борьбы за существование между растениями, положив начало той отрасли геоботанических знаний, которая значительно позднее, в конце первой четверти XX столетия, оформилась как «экспериментальная фитосоциология» (Сукачев, 1925), впоследствии замененная названием «экспериментальная фитоценология».

4 апреля 1870 г. на десятом заседании Совета Общества естествоиспытателей при Казанском университете Леваковский сделал предварительное сообщение о своих исследованиях, касающихся вытеснения одних растений другими. Оно начиналось словами: «Все органические существа, в силу известных законов, находятся в постоянном, настойчивом состязании, как с подобными себе, так, равным образом, и с различными внешними условиями. Эта борьба за существование необходимо вытекает из быстрой прогрессии, в которой стремятся размножаться органические существа». Нетрудно видеть, что это одно из основных положений учения Ч. Дарвина.

Результаты опытов Н. Ф. Леваковского в 1871 г. были опубликованы в статье «К вопросу о вытеснении одних растений другими. I. Отношение семян растений к влажности». В этой статье Леваковский высказывает мысли, представляющие значительный интерес и в настоящее время; они не только проливают свет на наличие борьбы за существование в растительном мире, но и ставят вопрос о механизме биологической конкуренции, к сожалению, до сих пор не нашедшей достаточно полного освещения в нашей биологической литературе.

Леваковский утверждает, что «в естественном состоянии между организмами, ежегодно производящими тысячи семян, и организмами, производящими их лишь малое количество, различие заключается только в том, что последние потребовали бы несколькими годами более, чтобы населить, при выгодных условиях, данную область; вообще же, среднее количество растений данного вида зависит лишь косвенно от количества производимых семян». Автор, останавливаясь на преградах, сдерживающих «стремление каждого вида к постоянному множению», отмечает, что эти преграды по большей части для нас темны. К числу таких преград, по его мнению, можно отнести: 1) трудности прорастания и возрастания на почве, уже занятой другими растениями; 2) огромное истребление семян и всходов; 3) наличное количество пищи, необходимой для каждого вида, и физические свойства почвы; 4) запас пищи, отложенной в семенах; 5) климат; 6) количество особей вида сравнительно с численностью его врагов; 7) способность семян сохранять всхожесть; 8) количество и скорость впитываемой ими влаги; 9) скорость прорастания и вырастания; 10) способы рассеивания семян и многие другие.

Все перечисленные преграды рассматриваются Леваковским с учетом борьбы за существование между организмами, населяющими одну и ту же территорию. Так, говоря о климате как факторе, ограничивающем размножение организмов, он отмечает: «Действие климата, на первый взгляд, не имеет связи с борьбой за существование, но поскольку климатические условия уменьшают количество пищи, постольку они вызывают борьбу между отдельными особями одного вида или видов разных, но питающихся одной пищей. Даже в тех случаях, когда климатические условия, например крайний холод, действуют прямо, всего более страдают особи самые слабые». . .

«Что климат главным образом действует косвенно, способствуя развитию одних видов, в ущерб другим, мы ясно видим из огромного количества садовых растений, превосходно выносящих наш климат, но никогда не дичающих, потому что они не могут выдерживать состязания с природными растениями наших стран, не могут устоять против разрушения нашими местными животными».

Очень интересным является утверждение Леваковского, что развитие каждого вида подчинено весьма сложным условиям и, по всей вероятности, подвергается в разные периоды жизни растений, в разные годы и времена года различным противодействиям; из этих противодействий одно или некоторые, по всей вероятности, сильнее других, но все они содействуют определению средней численности или даже существованию вида, причем в некоторых случаях можно доказать, что одному и тому же виду в различных местностях приходится бороться с очень разнообразными противодействиями.

Желая со своей стороны добыть «хотя некоторое количество данных для разъяснения поставленного вопроса», Леваковский произвел ряд наблюдений, «над количеством парообразной и капельножидкой влаги, принимаемой семенами различных растений», обращая при этом внимание на влияние температуры и сравнительную скорость прорастания семян.

Рассмотрев полученные данные, Леваковский возвращается к вопросу о вытеснении одних растений другими и роли в этом процессе скорости поглощения воды. Согласно Леваковскому, «различие, существующее у семян различных растений относительно скорости поглощения воды, не может оставаться без влияния на вытеснение одних растений другими, так как семя, быстрее поглощающее воду из почвы, скорее прорастает, скорее одолеет противников, если только оно обладает при этом прочими необходимыми для этого условиями, как-то: скоростью возрастания, стойкостью или способностью противостоять могущим встретиться неблагоприятным условиям и пр. ... Наконец, как можно заключить на основании некоторых данных, по всему вероятию, должна существовать связь между количеством воды, необходимым для начала прорастания, и влагоудерживательной силою почв, в особенности у тех растений, которые встречаются только на известного рода почвах».

После опубликования рассматриваемой статьи Леваковский продолжал заниматься экспериментальными исследованиями процесса вытеснения одних растений другими, причем обратил внимание на значение в этом процессе семян, находящихся в почве. 12 ноября 1870 г. на заседании Общества естествоиспытателей он сделал доклад: «Значение семян, находящихся в почве», в котором подвел предварительные итоги опытам и наблюдениям, проведенным им летом 1870 г. (протокол Общества естествоиспытателей, № 7). В 1872 г. Леваковский опубликовал статью «К вопросу о вытеснении одних растений другими. II. Значение семян и подземных частей растений, находящихся в почве». Эта статья начинается словами: «Каждая местность, смотря по условиям, покрыта той или другою растительностью, занявшей этот участок не иначе как с бою и удерживающей его только при помощи постоянной борьбы. Поэтому всякое изменение условий неминуемо дает преимущества одним растениям перед другими, позволяя им таким образом вытеснить слабейших». После этого Леваковский, основываясь на данных Миддендорфа, Гофмана и Черняева, приводит примеры смен растительного покрова во времени и ставит вопрос: «Что составляет причину преобладания одних растений над другими, что дает возможность пришельцам овладеть данной местностью или туземцам отстаивать ее?». На этот вопрос он отвечает так: «каждое растение для возможности существования, как известно, необходимо требует тех или других условий, как-то: известного рода почвы, подпочвы, влажности, света, защиты от господствующих ветров и быстро развивающихся растений и т. д. Поэтому каждое растение успешно размножается, в ущерб прочим, там, где оно встречает возможно большее число необходимых для себя условий». Для того чтобы показать, «до какой степени бывают иногда велики результаты влияния не только многих, но даже одного какого-нибудь из названных условий, в особенности в ранние периоды жизни растения», Леваковский приводит данные своего опыта. Он высевал в одни и те же ящики в одинаковом количестве всхожие семена сосны и березы. В одних опытах в качестве субстрата бралась полуразложившаяся хвоя с небольшой примесью песка, в других — торфяная почва. Одни ящики с опытными растениями выставлялись на свет, другие затенялись кронами больших деревьев. Как в первом, так и во втором случаях первыми прорастали семена сосны, позднее появились всходы березы. Сравнительно раннее появление сосен в освещенных и затененных ящиках имело в дальнейшем неодинаковое значение; в освещенных ящиках молодые сосны очень быстро гибли, уступая место позднее появившимся экземплярам березы, которая и завладевала участком, в затененных ящиках ранее появившиеся сосны, развиваясь, «вели упорную борьбу с молодыми сеянками березы, вследствие чего многие из этих последних должны были уступить им свое место».

Леваковский обращает внимание на значение семян и подземных органов растений, находящихся в почве, в борьбе за существование, поскольку «растения, развивающиеся из семян и корневищ, находящихся в почве, тотчас вступают в состязание как между собою за право существования, так и равным образом, с различными внешними условиями и другими пришлыми растениями». Он считал, что установление количества успевающих развиться растений имеет значение при рассмотрении вопроса о вытеснении одних растений другими и заселении данной местности определенными растительными формами. В специально поставленных опытах с разными почвами (11 проб) Леваковский установил, что они содержат всхожие семена различных растений в большем или меньшем количестве, притом не только в самом верхнем слое, но и на довольно значительной глубине. При благоприятных условиях семена эти прорастают, однако далеко не все проросшие экземпляры успевают развиться, вырасти. Весьма значительная часть их гибнет преимущественно в самом молодом возрасте. Большой процент гибели молодых особей обусловливается: «а) объеданием всходов различными мелкими беспозвоночными животными; б) вымоканием и выбиванием дождевыми каплями; в) трудностью проникания корешков в некоторые почвы; г) тем, что семена, находящиеся на поверхности почвы, прорастая, легко гибнут от каждой случайности; д) заглушением быстрее развивающимися растениями».

В опытах Леваковского растения, выросшие из семян, находившихся в почве, принадлежали преимущественно к самым обыкновенным сорнякам, что он объяснял следующим образом: «Явление это объясняется тем, что сорные травы вообще чрезвычайно живучи, будучи особенно покровительствуемы свойствами почвы и климата, в то время, когда другие растения, развивающиеся одновременно с ними, должны часто вести упорную, но неравную борьбу как с ними, так равно и с окружающими условиями. Поэтому во всех тех случаях, где менее стойкие растения хотя несколько задерживаются в своем развитии неблагоприятной погодой, свойствами почвы и проч., сорные растения, обращая питательные вещества, влагу и проч. исключительно для себя, развиваются тем роскошнее и приносят, таким образом, еще больший вред менее стойким растениям, развивающимся одновременно с ними». Физические и химические свойства взятой почвы оказывают большое влияние на количество особей, появляющихся и успевающих развиться на разных почвах. Специальные опыты позволили Леваковскому установить, что «прежде всего появляются экземпляры, развивающиеся из подземных частей, бывших в почве, потом — из семян, находившихся во взятой пробе почвы и введенных в нее. Всходы из семян, бывших в почве, в большей части случаев являются несколько ранее, нежели развивающиеся из посеянных семян. . . Обстоятельство это, как известно, весьма важно в борьбе за существование, если только ранее развившееся растение обладает прочими условиями, необходимыми в борьбе». Одновременно с появлением всходов начинается и гибель их, причем гибнут преимущественно экземпляры семенного происхождения, из особей же, развивающихся от подземных частей, гибнет лишь весьма незначительный процент. Вытеснение одних особей данного вида другими, согласно Леваковскому, обусловлено качеством семян, степенью их зрелости и полноты развития, глубиной залегания в почве.

Рассматриваемая нами вторая статья Н. Ф. Леваковского, как и первая, заключает в себе попытки автора вскрыть механизм воздействия растений друг на друга, и это делает его работы интересными для нас. С точки зрения современных требований, предъявляемых к научному эксперименту, опыты Леваковского могут встречать возражения, тем не менее многие высказанные им положения безусловно имеют значительную научную ценность.

ЛИТЕРАТУРА

Леваковский Н. Ф. (1871). К вопросу о вытеснении одних растений другими. I. Отношение семян растений к влажности. Тр. Общ. естествоиспыт. при имп. Казанск. унив., 1 : 35—52. — Леваковский Н. Ф. (1872). К вопросу о вытеснении одних растений другими. II. Значение семян и подземных частей растений, находящихся в почве. Тр. Общ. естествоиспыт. при имп. Казанск. унив., 2 : 17—31. — Марков М. В. (1952). Из истории Казанской геоботанической школы. Уч. зап. Казанск. гос. унив., 112, 7.

Казанский государственный
университет.

(Получено 2 VII 1971).

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 : 582.26 (575.4)

ШОЛОМ ИОСИФОВИЧ КОГАН
(К 60-летию со дня рождения)

С 1 портретом

B. B. KERBABAYEV AND E. N. KOSHKELOVA. SHOLOM IOSIFOVICH KOGAN. (TO THE 60TH BIRTH ANNIVERSARY)

Исполнилось 60 лет со дня рождения и 40 лет с начала трудовой деятельности известного советского ботаника Шолома Иосифовича Когана.

Ш. И. Коган родился 5 мая 1911 г. в местечке Коварскас Ковенской губернии (ныне г. Коварскас Литовской ССР). В 1917 г. семья Ш. И. переехала в Туркмению в г. Мары. После окончания средней школы в 1929 г. Ш. И. начал свою трудовую деятельность. Проработав два года ремонтным рабочим на ст. Мары Среднеазиатской железной дороги, он переехал в Ашхабад и поступил техником-лаборантом на опорный пункт Туркменского филиала Всесоюзного института кормов. Работа, общение и дружба с талантливыми ботаниками Г. Ф. Боровским и В. Н. Минервиным определили его интерес к изучению своеобразной флоры и растительности Туркмении.

С 1934 по 1940 г. он был лаборантом на кафедре агрономии комвуза в Ашхабаде, занимаясь изучением сорной растительности огородных и бахчевых культур и виноградников Прикопетдагских районов Туркм. ССР. Одновременно он учился заочно на биологическом факультете Ленинградского университета, который закончил в 1941 г.

В 1940 г. Шолом Иосифович перешел на работу в Туркменскую научно-исследовательскую зоологическую станцию на должность научного сотрудника-ботаника. Он принимает участие в экспедициях этой станции в различные районы Туркмении и изучает роль растительных компонентов в жизни биоценозов, в частности их значение в питании птиц и млекопитающих. Некоторые результаты этих работ опубликованы им уже после войны.

В 1941 г. в связи с организацией Туркменского филиала АН СССР зоологическая станция входит в состав Биологического института. Ш. И. работает в экспедициях с такими известными учеными, как М. С. Шалыт, Э. Н. Благовещенский, пользуется консультациями Б. А. Келлера, М. В. Культиасова, М. И. Назарова и других московских ботаников, эвакуированных в Ашхабад.

В 1942 г. Ш. И. был призван в Советскую Армию. Солдатом-артиллеристом, а затем офицером он прошел с боями путь от Донбасса до Вены.

После демобилизации в 1946 г. Ш. И. опять работает в Туркменском филиале АН СССР. Заинтересовавшись флорой и растительностью Южного Устюрта, он совершает несколько длительных поездок, собирает интересный материал и пишет кандидатскую диссертацию «Растительность Южного Устюрта», которую защищает в 1951 г. Ценность этой работы (опубликованной в 1954 г.) определяется тем, что, кроме флористического и геоботанического описания района, она содержит интересные ботанико-географические выводы и обобщения, в частности в отношении ареалов некоторых эдификаторов пустынных формаций.

В 1948 г. Ш. И. перешел на работу в Мургабскую гидробиологическую станцию, где ему было поручено изучение высшей водной растительности и процессов зарастания водоемов Туркменской ССР. Однако вскоре после землетрясения 1948 г. по настоянию научного руководителя этой станции И. В. Старостина он был направлен в длительную командировку в Зоологический институт АН СССР в Ленинград, где под руководством известного альголога И. А. Киселева занялся обработкой материалов по водорослям, скопившихся на Мургабской станции за ряд лет. Работа у И. А. Киселева и знакомство с альгологической литературой увлекли Ш. И. Он целиком посвящает себя изучению альгофлоры водоемов Туркменской ССР, посещает все сколько-нибудь значительные водоемы республики, а на некоторых из них проводит стационарные исследования. Появляется ряд публикаций Ш. И. по альгологической характеристике водоемов различного типа, а также описания новых таксонов водорослей. Одновременно Ш. И. занимается изучением водной растительности водоемов. Он публикует серию работ по зарастанию водоемов различного типа, устанавливает закономерности зарастания водохранилищ в связи с возрастом последних и особенностями их эксплуатации, дает рекомендации по борьбе с зарастанием Каракумского канала, которые в период строительства первой очереди канала были приняты и оказались эффективными.

Для альгологических работ Когана характерен широкий подход, умение увязать особенности развития альгофлоры с гидрологическими и гидрохимическими параметрами водоемов, стремление понять роль водорослевых ценозов в жизни водоемов. В его работах получили освещение вопросы экологии и географии водорослей. На его формирование как альголога большое влияние оказал известный советский ученый М. М. Голлербах. Обобщив собранный материал, Ш. И. написал докторскую диссертацию на тему «Водоросли водоемов ТССР» и успешно защитил ее в 1965 г.

В последующие годы возглавляемая Коганом лаборатория альгологии Института ботаники АН Туркменской ССР развернула работы по изучению в природе, выделению и исследованию азотофиксирующих синезеленых водорослей, выяснению их роли в создании и поддержании плодородия почв и повышении урожайности главнейшей сельскохозяйственной культуры республики — хлопчатника. Одновременно Ш. И. продолжает гидробиологические исследования на водоемах Туркменской ССР в аспекте проблемы чистой воды.

Большой заслугой Ш. И. Когана является создание школы альгологов в Туркмении. Ряд лет он читал курс низших растений в Туркменском университете, подготовил несколького кандидатов наук альгологов и до сих пор продолжает руководить аспирантами и соискателями по этой специальности. Много сделано им для популяризации ботаники и гидробиологии в Туркменской ССР.

Ш. И. опубликовал немало статей в республиканской печати, издана (в соавторстве с В. А. Кошкалда) интересная книга «Озера Туркменской ССР». Много внимания он уделяет общественной работе. Ш. И. является председателем Совета Туркменского отделения Всесоюзного ботанического общества, председателем биологической секции научно-методического совета республиканского общества «Знание», ректором народного университета биологических знаний для учителей, членом редколлегии журнала «Известия АН Туркм. ССР» серии биологических наук. На философских семинарах в Институте он неоднократно выступал по вопросам эволюционной теории, по проблемам вида.

Ш. И. Коганом описано более 10 таксонов водорослей. В его честь названо два растения — *Bergia koganii* V. V. Nikit. и водоросль *Anabaenopsis koganii* Obuch.

Шолом Иосифович Коган является глубоко принципиальным человеком, отзывчивым, доброжелательным товарищем, готовым всегда оказать помощь советом и делом, особенно молодежи. К своему юбилею Ш. И. пришел в расцвете творческих сил и замыслов, и мы надеемся, что он еще много сделает для развития ботаники и особенно для альгологии в Советском Союзе.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ Ш. И. КОГАНА

1949. Эфемеры Южного Устюрта. Изв. Туркм. ФАН СССР, 2 : 29—36.

1950. Материалы по питанию кеклика в Копетдаге. Изв. Туркм. ФАН СССР, 4 : 48—55.

Редкие виды для флоры Туркмении. Там же, 2 : 86—87.

1952. К биологии верблюжьей колючки *Alhagi persarum* Boiss. et Buhse. Изв. АН Туркм. ССР, 3 : 82—83.

Материалы по альгологии Ташаузских озер. Там же, 2 : 45—51.

1954. Заметки о питании пустынной куропатки. Изв. АН Туркм. ССР. 4 : 56—60. (Совместно с А. К. Рустамовым).

Растительность Южного Устюрта. Тр. Инст. биол. АН Туркм. ССР, 2 : 45—115.

1955. Зарастание водоемов реки Мургаб. Тр. Мургабск. гидробиол. ст., 3 : 135—151.

Материалы по флоре водорослей и фитопланктону водоемов бассейна реки Мургаб. Там же : 54—81.

Растительность озер Ташаузской области. Изв. АН Туркм. ССР, 5 : 63—69.

1956. Интересные виды водорослей из Туркменской ССР. Бот. матер. Отдела спор. растений Бот. инст. АН СССР, 11 : 33—35.

Растительность озер Западного Узбоя. Изв. АН Туркм. ССР, 3 : 62—65.

Рецензия на статью В. В. Никитина и А. А. Мещерякова «Водная и прибрежная растительность мургабских водохранилищ». В сб.: Пустыни СССР и их освоение. Бот. ж., 41, 4 : 584—586.

1957. О зарастании Каракумского канала. Изв. АН Туркм. ССР, 6 : 36—42.

1958. К вопросу об образовании пористости такырных корок. Почвоведение, 3 : 34—41. (Совместно с Л. Н. Палецкой и А. П. Лавровым).

К флоре водорослей водоемов реки Мургаб. Тр. Мургабск. гидробиол. ст., 4 : 169—170.

Фитопланктон мургабских водохранилищ. Там же : 171—182.

Фитопланктон Тедженского водохранилища. Там же : 97—110.

1959. Материалы по альгофлоре озер Западного Узбоя. Изв. АН Туркм. ССР, 1 : 81—87.

Озера в Каракумах. Там же, 5 : 86—89. (Совместно с А. С. Мищенко).

Растительность водоемов как кормовая база для развития птицеводства. Сельское хозяйство Туркменистана, 1 : 71—74.

1960. К альгофлоре озер Чокрок и Донгуз-Аджи. Изв. АН Туркм. ССР, сер. биол. наук, 3: 28—33.

К альгофлоре озер среднего течения Аму-Дарьи. Там же, 6 : 42—50.

Материалы по флоре водорослей водоемов горного массива в юго-восточной Туркмении. Тр. Инст. зоол. и паразитол. АН Туркм. ССР, 6 : 116—126.

О водорослевых обрастаниях некоторых бетонированных каналов Ашхабадского и Геоктепинского районов. Изв. АН Туркм. ССР, сер. биол. наук, 1 : 25—32.

Озера Туркменской ССР. Изд. АН Туркм. ССР : 3—83. (Совместно с В. А. Кошкалда).

Фитопланктон Келифских озер Каракумского канала. Тр. Инст. зоол. и паразитол. АН Туркм. ССР, 6 : 66—87.

1961. К формированию фитопланктона водоемов Каракумского канала. Изв. АН Туркм. ССР, сер. биол. наук, 2 : 3—12.

1962. Новые диатомовые из соленых озер Западного Узбоя. Там же, 35—37.

Новые синезеленые водоросли из Туркменской ССР. Бот. матер. Отдела споров. растений Бот. инст. АН СССР, 15 : 12—14.

Растительность водоемов ТССР. Тр. Инст. бот. АН Туркм. ССР, 7 : 81—102.

1963. Альгофлора водохранилищ Туркменской ССР. Тр. Всес. гидробиол. общ., 14 : 184—200.

Альгофлора озер Туркменской ССР. Сборник материалов по гидрохимии и гидробиологии водоемов в Туркм. ССР : 74.

Зарастание Каракумского канала. Тр. Всесоюзного гидробиологического общ., 14 : 176—183.

Совещание по вопросам изучения и использования синезеленых водорослей. Изв. АН Туркм. ССР, сер. биол. наук, 1 : 90—92.

1964. Водоросли водоемов Туркменской ССР (автореф. докт. диссерт.) : 1—28.

Достижения в области изучения низших растений. Изв. АН Туркм. ССР, сер. биол. наук, 5 : 33—35. (Совместно с Е. Н. Кошкеловой).

К флоре десмидиевых водорослей водоемов Туркменской ССР. Новости систематики низших растений : 19—30. (Совместно с В. Е. Горбань).

1965. Первый съезд Всесоюзного гидробиологического общества. Изв. АН Туркм. ССР, сер. биол. наук, 3 : 90—93. (Совместно с Н. Н. Канода).

Синезеленые водоросли в водоемах Туркменской ССР. В кн.: Экология и физиология синезеленых водорослей. М.—Л. : 150—155.

Фитопланктон третьей очереди Каракумского канала, тезисы доклада. В кн.: Вопросы гидробиологии, М.—Л. : 217.

1966. Азотофиксирующие синезеленые водоросли из водоемов и почв южной Туркмении. Изв. АН Туркм. ССР, сер. биол. наук, 3 : 15—23.

1967. Азотофиксирующие синезеленые водоросли Туркменской ССР. Тр. Межвуз. конф., г. Киров : 119—125.

Метод сбора планктонных водорослей для последующего их культивирования. Бот. ж., 52, 11 : 1640—1641.

Новые виды планктонных синезеленых водорослей родов *Anabaena*, *Anabaenopsis* и *Raphidiopsis* из Каракумского канала (Туркм. ССР). Новости систематики низших растений : 3—10.

О тропическом элементе во флоре синезеленых водорослей водоемов Туркменской ССР. Бот. ж., 52, 7 : 952—959.

Флора и систематика растений в Туркмении. Изв. АН Туркм. ССР, сер. биол. наук, 5 : 37—43.

1968. Водоросли Каракумского канала в районе г. Ашхабада. В кн.: Каналы СССР. Киев : 263—285. (Совместно с В. Е. Язкулиевой).

К гидрохимии и гидробиологии некоторых каналов Средней Азии. Там же : 246—262. (Совместно с В. А. Кошкалда).

Фитопланктон Западного (Куртлинского) водохранилища близ Ашхабада. Изв. АН Туркм. ССР, сер. биол. наук, 5 : 16—22. (Совместно с В. Е. Язкулиевой).

1969. Оценка санитарного состояния водоемов Каракумского канала в районе г. Ашхабада по их водорослевым ценозам. В кн.: Охрана и использование водоемов Казахстана. Алма-Ата : 62—64. (Совместно с В. Е. Язкулиевой).

1970. Задачи гидробиологических исследований в Туркмении в связи с проблемой чистой воды. Изв. АН Туркм. ССР, сер. биол. наук, 2 : 35—40.

Новые виды азотофиксирующих синезеленых водорослей из водоемов ТССР. Там же, 5: 33—39. (Совместно с В. Е. Язкулиевой).

Новый вид рода *Anabaena* из Юго-Западной Туркмении. Новости систематики низших растений, 7 : 3—6. (Совместно с В. Е. Язкулиевой).

1971. IV конференция по споровым растениям республик Средней Азии и Казахстана. Изв. АН Туркм. ССР, сер. биол. наук, 7 : 93—95. (Совместно с Х. Н. Оразовым и З. Д. Джураевой).

КНИГИ, ОПУБЛИКОВАННЫЕ ПОД РЕДАКЦИЕЙ Ш. И. КОГАНА

Труды Института биологии АН ТССР (1954), II. Изд. АН ТССР, Ашхабад : 1—213.

Труды Института зоологии и паразитологии АН ТССР (1960), VI. Изд. АН ТССР, Ашхабад : 1—156.

Материалы по гидрохимии и гидробиологии водоемов ТССР (1963). Туркмениздат, Ашхабад : 1—162.

Б. Б. Кербабаев и *Е. Н. Кошкелова.*

Институт ботаники
Академии наук
Туркменской ССР,
г. Ашхабад.

(Получено 2 VI 1971).

ХРОНИКА

УДК (063)581.524.4 (470.1)

ИЗУЧЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНОСТИ СЕВЕРО-ВОСТОКА ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР

(Научная сессия 20 IV 1972, Архангельск)

V. I. KASHIN. STUDIES OF VEGETATION OF THE NORTH-EAST OF THE EUROPEAN PART OF THE U. S. S. R. (SCIENTIFIC CONFERENCE HELD ON 20 IV 1972 IN ARKHANGELSK)

Научная сессия по изучению растительности северо-востока европейской части СССР была организована Архангельским отделом северного филиала Географического общества СССР, Архангельской областной организацией общества «Знание», Архангельским областным краеведческим музеем и Архангельским институтом леса и лесохимии. Она была посвящена 90-летию со дня рождения известного исследователя растительности Севера Ивана Александровича Перфильева. В работе сессии приняло участие около 100 человек — представители партийных и советских организаций, преподаватели Лесотехнического, Педагогического и Медицинского институтов, научные работники водорослевой лаборатории Полярного института рыбного хозяйства и океанографии (ПИНРО), Института леса и лесохимии, преподаватели биологии средних школ, специалисты сельского и лесного хозяйства, краеведы и другие. Было заслушано 12 докладов. Принято решение периодически проводить подобные сессии. В зале демонстрировалась выставка, посвященная жизни и деятельности Перфильева. Материалы сессии намечено опубликовать в отдельном сборнике.

Сессию открыла ученый секретарь Института леса и лесохимии, ученик и продолжатель дела Перфильева **Л. И. Корконосова**. В кратком вступительном слове она рассказала о его научной и общественной деятельности, о содержании и значении «Флоры Северного края», которая до сих пор является настольной книгой и путеводителем для многих исследователей растительных богатств Севера.

Старший научный сотрудник Института биологии Коми филиала АН СССР **А. Н. Лащенкова** доложила о результатах многолетних флористических исследований на территории Коми АССР, которые войдут в трехтомный труд — «Флору северо-востока Европейской части СССР». Эта новая «энциклопедия растений» выпускается под общей редакцией А. И. Толмачева. В ней принимают участие крупнейшие флористы и систематики нашей страны.

Исследованиям флоры Архангельской области был посвящен доклад заведующего гербарием Ленинградского университета **П. М. Добрякова**. Он показал итоги плодотворной работы небольшого коллектива сотрудников кафедры высших растений университета за последние годы в различных географических точках, ранее не исследованных. Добряков изложил также историю предшествующих ботанических исследований на Севере.

Темой выступления старшего инженера-картографа кафедры высших растений Ленинградского университета **Г. Г. Постоваловой** было «Распространение высших водных растений на территории Архангельской области и Коми АССР». Главное внимание в своих исследованиях ботаники Коми филиала АН СССР и Ленинградского университета уделяют вопросам фитогеографии и экологии растений.

Заведующая лабораторией альгологии Северного отделения ПИНРО (Архангельск) **К. П. Гемп** рассказала о распространении и экологии водорослей в Белом и Баренцевом морях.

О флоре Вологодской области на основе литературных данных и собственных исследований рассказал заведующий кафедрой ботаники Вологодского педагогического института **В. Р. Бобровский**.

Конкретной флоре окрестностей села Верхняя Золотица Архангельской области было посвящено выступление научного сотрудника Института леса и лесохимии (Архангельск) **Т. Г. Добровольской**.

С краткими сообщениями выступили сотрудники Института леса и лесохимии В. Г. Чертовской, Л. И. Корконосова и В. И. Кашин. **В. Г. Чертовской** рассказал об ареалах ели сибирской и ели европейской в пределах Архангельской области, **Л. И. Корконосова** — о дикорастущих витаминных растениях. **В. И. Кашин** — о флористических особенностях лиственничников Пинежско-Кулойского карстового лесорастительного района.

Ряд выступлений был посвящен практическому использованию дикорастущих растений Европейского Севера.

Заведующий отделом природы Областного краеведческого музея (Архангельск) **А. А. Гасконский** на основании многолетних опытов, проведенных в ботаническом уголке музея, и результатов работы любителей природы, охарактеризовал возможности использования местных дикорастущих растений в зеленом строительстве.

Профессор Архангельского педагогического института **Н. Г. Краснопевцев** сделал интересный доклад на тему «Горчица и мальва — новые кормовые культуры на Севере».

В. И. Кашин.

Архангельский институт
леса и лесохимии.

(Получено 15 V 1972).

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК 006.3 : 581.9+581.524.4 (571.54+571.55)

ВТОРАЯ НАУЧНАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ ПО ПРОБЛЕМЕ «ФЛОРА, РАСТИТЕЛЬНОСТЬ И РАСТИТЕЛЬНЫЕ РЕСУРСЫ ЗАБАЙКАЛЬЯ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ОБЛАСТЕЙ»

(Чита, 7—9 II 1972)

V. B. KUVAEV. SECOND SCIENTIFIC CONFERENCE ON THE PROBLEM: «FLORA, VEGETATION AND PLANT RESOURCES OF ZABAIKALIE AND ADJACENT REGIONS». (CHITA, 7—9 II 1972)

Проблема использования природных ресурсов при одновременном сохранении биосферы как среды обитания человека не может быть решена без тщательных региональных исследований. Подведению итогов таких исследований на территории Читинской области, Бурятской АССР и близлежащих областей посвящаются конференции по проблеме «Флора, растительность и растительные ресурсы Забайкалья и сопредельных областей», организуемые Забайкальским отделением ВБО.

Первая такая конференция проведена в начале 1970 г. (см. «Флора, растительность и растительные ресурсы Забайкалья». Материалы 1-й научной конференции, Чита, 1970 : 1—87; вып. 2-й, Чита, 1971 : 1—144).

Вторая конференция была проведена 7—9 II 1972. Основной труд по ее подготовке выполнили председатель Забайкальского отделения ВБО В. М. Остроумов (Читинский пед. институт им. Н. Г. Чернышевского) и руководитель Байкальского лесного стационара Института леса и древесины СО АН СССР И. И. Панарин.

В конференции участвовало свыше 70 сотрудников, от 26 академических и других научно-исследовательских учреждений, вузов и производственных организаций Сибири: Лимнологический институт (ЛИН), Институт географии Сибири и Дальнего Востока, Сибирский институт физиологии и биохимии растений (СИФИБР), Институт леса и древесины, Бурятский филиал СО АН СССР; университеты Иркутский и Томский; педагогические институты (ГПИ) — Абаканский, Благовещенский, Бурятский, Горно-Алтайский, Иркутский, Ленинградский, Новосибирский, Томский, Уссурийский, Хабаровский, Читинский; Читинский краеведческий музей, Алтайское отделение Географического общества СССР, Бурятская плодово-ягодная опытная станция и др.;

На пленарном заседании после вступительного слова В. М. Остроумова было заслушано 4 доклада. **И. И. Панарин** осветил принципиальные установки конференции в связи с мировой проблемой обеспечения человечества природными продуктами и сохранения естественной среды его обитания. **А. А. Горшкова** (СИФИБР) проанализировала корреляцию продуктивности, водного баланса, фосфорного и азотного обмена растений Забайкалья с принадлежностью их к разным экологическим группам. В докладе **В. М. Остроумова, И. И. Панарина** и **Г. Н. Солонько** (Читинский ГПИ) детально разработана схема природного районирования Читинской области, основанная на анализе факторов среды, преимущественно климатических, с использованием данных 196 метеостанций. Отмечено, что в результате сведения лесов ряд рек области перестал существовать (Чита, Олентуй и др.). В докладе **Г. В. Васильченко** (Алтайская опытная станция садоводства) рассмотрены перспективы садоводства в Сибири в зависимости от мощности снежного покрова; отмечены трудности разведения плодовых и ягодных культур в Восточной Сибири из-за резко континентального климата.

Последующие материалы были заслушаны на секционных заседаниях.

На секции флоры и растительности (руководитель М. А. Рещиков, Бурятский ГПИ) заслушан 21 доклад. Были затронуты следующие проблемы: история и анализ флоры, выявление новых видов, классификация растительности Забайкалья, характеристика жизненных форм в различных типах растительности, производительность лугов и пастбищ, пасквальная дигрессия (доклады **Г. А. Пешковой, М. А. Рещикова, А. А. Горшковой и И. Н. Лобановой, В. Б. Куваева, Б. И. Дулеповой, В. С. Шага** и др.). Острому обсуждению в прениях подверглись вопросы ботанико-географического районирования Забайкалья; новейшая точка зрения о расчленении этого целостного природного выдела на две самостоятельные территориальные единицы по водоразделу Яблонового хребта встретила возражения со стороны ряда исследователей Забайкалья. Другим дискуссионным вопросом оказалось различное понимание даурского флористического элемента. **Г. А. Пешкова** (СИФИБР), ограничивая понятие Даурии районом с господством пижмовых степей, считает характерными для нее маньчжурско-даурские виды с европейско-кавказскими связями и полагает, что роль собственно даурских видов незначительна. По мнению **В. Б. Куваева** (Томский университет), самобытность флоры Забайкалья определяется автохтонным даурским элементом, формировавшимся на широко понимаемой (вслед за М. Г. Поповым, Л. В. Шумиловой и др.) территории Даурии (от Селенгинской через северную Монголию до Заяблоновой Даурии). Отсюда многие виды даурского элемента расселялись в сопредельные области. Особую озабоченность участников секции вызвало стремительное обеднение флоры и растительности Забайкалья под влиянием все возрастающего выпаса, лесозаготовок и других антропогенных воздействий.

На выделившейся в ходе работы конференции подсекции альгологии привлекли внимание находки новых для СССР видов золотистых водорослей в Забайкалье (**Т. Н. Морозова**, ЛИН), а также проблема промышленного и бытового загрязнения речных вод по альгологическим данным (**М. И. Качаева**, Читинский ГПИ).

Секция физиологии и биохимии растений (руководитель О. П. Родченко, СИФИБР) заслушала 19 докладов. Особенности физиологии растений в экстремальных условиях охарактеризовала **О. П. Родченко**; много внимания было уделено физиологии степных видов забайкальской флоры (интенсивность фотосинтеза — **А. И. Спивак**, СИФИБР; физиология в состоянии перезимовки — **Н. Е. Павлова**, Читинский ГПИ, и др.).

Весьма интересным оказалось присланное на конференцию сообщение **Е. Я. Мирошниченко** (Центральный Сибирский ботанический сад) «Факультативный апомиксис и полиморфизм». Отмечая широту распространения апомиксиса в родах *Calamagrostis*, *Poa*, *Potentilla*, *Rosa* и связь этого явления с гетерозисом, автор считает, что лучшие формы апомиктов могут быть введены в культуру. Но наиболее характерным для направления работ секции был переход к оценке — биохимической и физиологической — целых природных сообществ («Содержание щелочноземельных элементов в степных фациях юго-восточного Забайкалья» — **Н. Д. Давыдова**, Институт географии Сибири и Дальнего Востока; «К оценке содержания и расходования воды в степных сообществах Забайкалья» — **Л. Д. Копытова**, СИФИБР и др.).

На секции лесоведения (руководитель И. И. Панарин) заслушано 10 докладов. Особое внимание привлекли вопросы определения фитомассы растений древостоя, подлеска и кустарничково-травяного покрова в различных типах лесов Читинской области (**И. И. Панарин, Г. Н. Солонько**). Существенный интерес представил доклад **В. М. Пономаренко** (Уссурийский ГПИ) «Смена растительности у верхней границы леса в горах южного Сихотэ-Алиня». Автор отмечает цикличность природных смен у верхней границы леса с продолжительностью цикла 250—300 лет.

Секция прикладной ботаники (руководители П. И. Ногин, В. М. Остроумов) заслушала 13 докладов, в том числе о выращивании в Забайкалье и других областях Сибири эфиромасличных культур (**П. И. Ногин**, Читинский ГПИ), люпина (**А. И. Жуков**, Горно-Алтайский ГПИ), лилии тигровой (**Н. М. Беляева**, Читинский ГПИ) и др. Особенно обстоятельным было сообщение **З. Г. Шунковой** (Бурятская плодово-ягодная опытная станция) об ассортименте декоративных растений для озеленения населенных пунктов Бурятской республики. В нем изложены итоги 20-летней работы рекомендованы из деревьев виды лиственниц, тополей, берез, черемух и др.; из кустарников — абрикос сибирский, бузина сибирская и многие другие; из травянистых многолетников — гайлардия, дельфиниум крупноцветковый, лилейники (красодневы), местные виды лилий, пионов и др.

Всего заслушано и обсуждено 68 докладов; тезисы докладов были заблаговременно опубликованы и розданы участникам конференции («Флора, растительность и растительные ресурсы Забайкалья и сопредельных областей», Тез. докл. к предстоящей 2-й научной конференции, в. 3, Чита, 1972 : 1—148).

В решении, принятом на заключительном заседании, намечено проведение 3-й конференции по проблеме «Флора, растительность и растительные ресурсы Забайкалья и сопредельных областей» в феврале 1974 г. в Иркутске или Улан-Удэ.

Участники конференции на экскурсии в район минерального источника Моло-ковка ознакомились с резкими сменами растительного покрова данного района в зависимости от экспозиции (рододендроновые лиственничники на северных склонах, остепненные сосняки — на южных), с малоснежностью здешней зимы — земля была едва затянута снежным покровом, из-под которого всюду выступали камни.

Приезжие имели возможность ознакомиться с гербариями Читинского педагогического института, с отлично оформленным и точно определенным гербарием Читинского краеведческого музея (зав. отделом природы Е. И. Павлов).

В заключение отметим четкость работы Оргкомитета конференции, оперативно решавшего все вопросы ее подготовки, а также публикации тезисов.

В. Б. Куваев.

Научно-исследовательский институт
биологии и биофизики при Томском
государственном университете.

(Получено 15 V 1972).

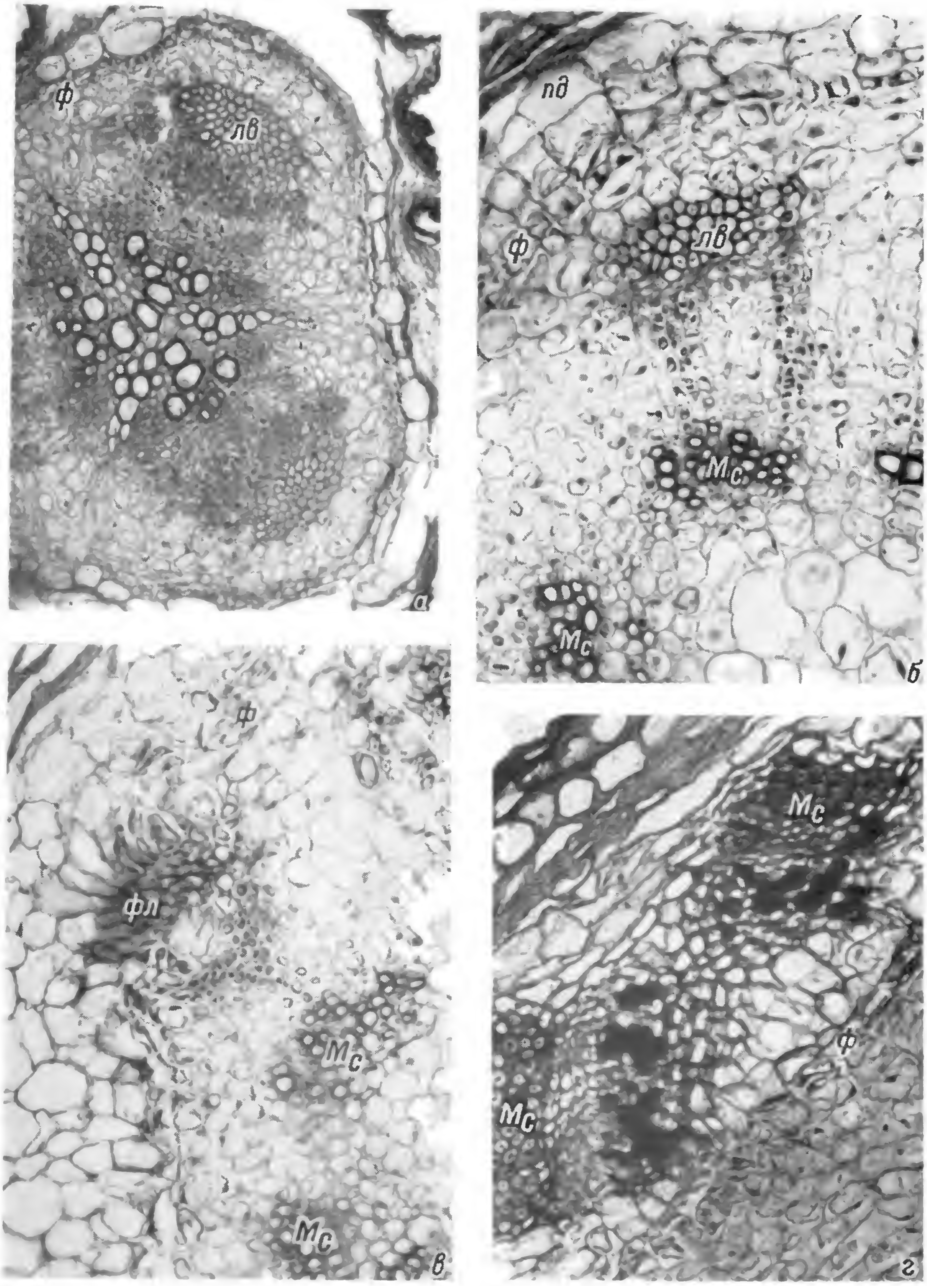


Таблица I

Заложение феллогена во внутренних слоях коры в корне (*а*) и семядольном узле п
ростка (*б*, *в*, *г*).

а—г — серия последовательных срезов от корня (*а*) до верхней части семядольного узла (*г*)
Обозначения к таблицам и рисункам: *ф* — феллоген; $ф_1$ — феллоген, закла
вающийся в 1-й год жизни растения; $ф_2$ — феллоген, закладывающийся на 2-й год; *лв* — лубяные
локна; *фл* — флоэма; *кс* — ксилема; *п* — паренхима; *пд* — перидерма; $пд_1$ и $пд_2$ — 1-й и 2-й сл
перидермы; *ос* — отделяющий слой; *лвл* — листовое влагалище; *поч* — почка; $сс_1$ и $сс_2$ — следы 1-
2-й семядолей; *М* — медианная жилка листа; M_c — медианная жилка семядолей; L_1 — латераль
жилка.

К стр. 1386

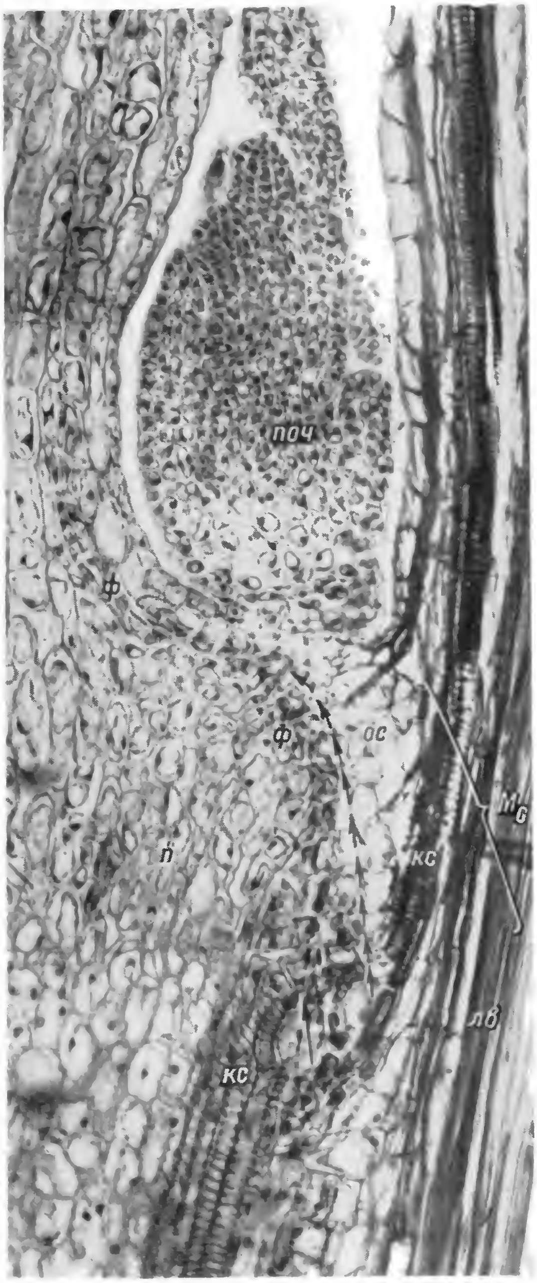


Таблица II

Продольный срез семядольного узла в медианной плоскости в 1-й год жизни растения.

Серия мелких стрелок показывает границы отделяющего слоя; *крупная стрелка* указывает место разрыва ксилемы при отделении семядольной трубки.

К стр. 1388

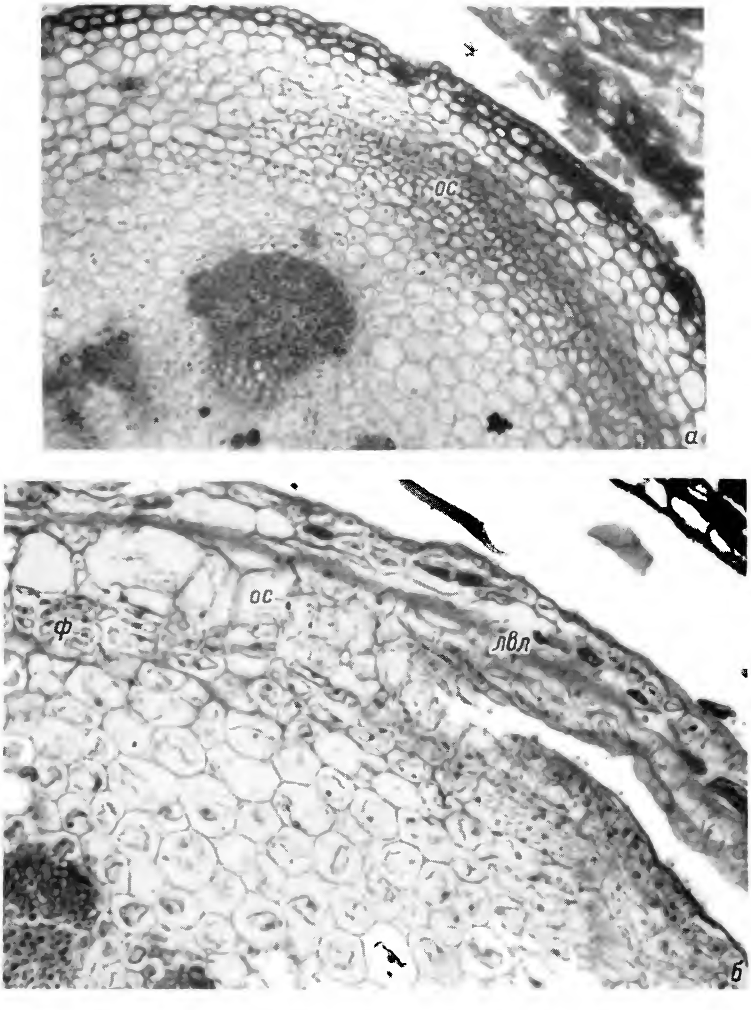


Таблица III

Фрагменты поперечного среза в узлах годичного побега на разных стадиях развития (*а* и *б*). Видны отделяющий слой и феллоген.

К стр. 1388

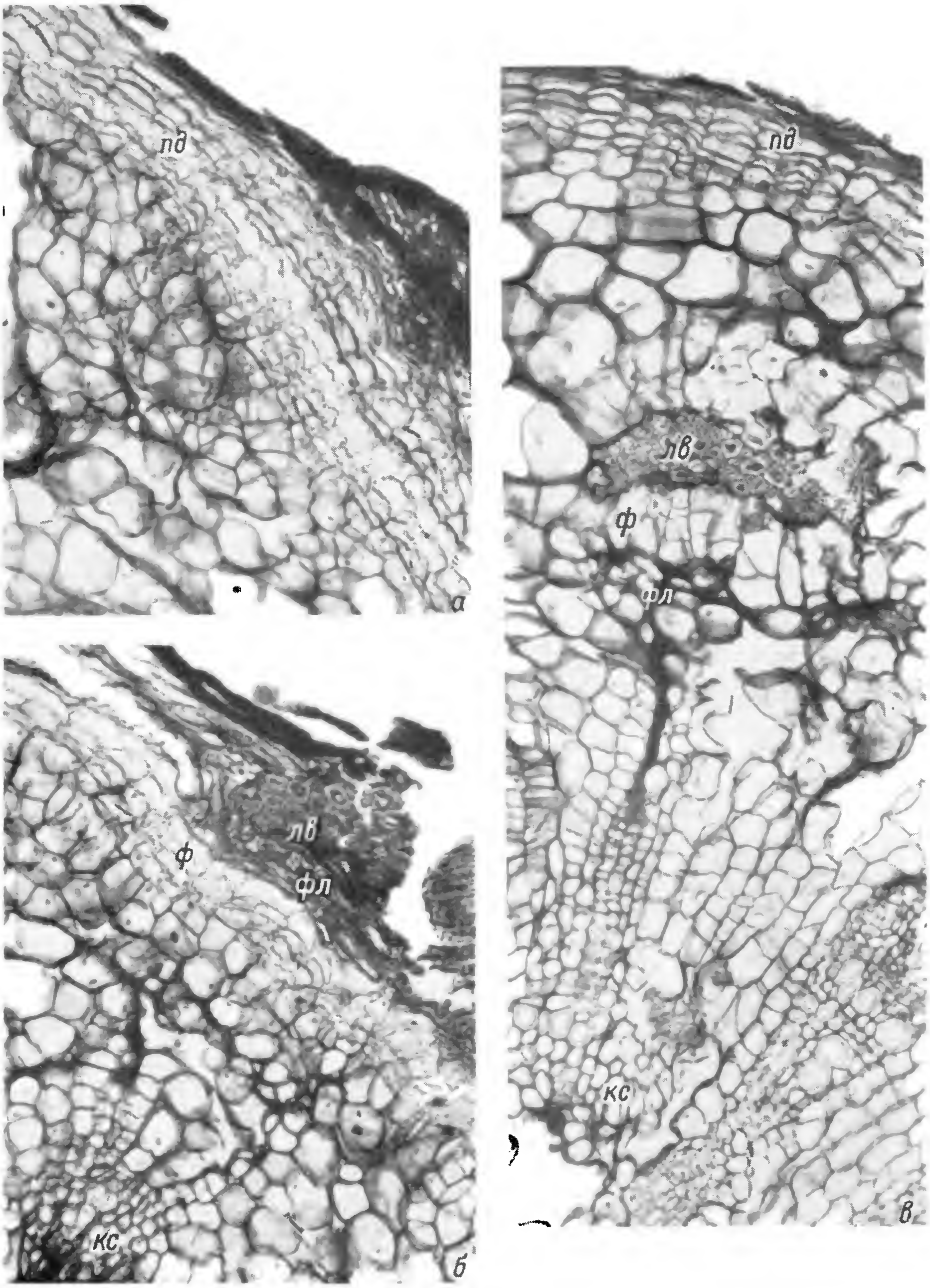


Таблица IV

Взаимное расположение перидермы и проводящих тканей листовых следов на серии последовательных срезов узла побега (*а—в*) 3-го года жизни.

К стр. 1388

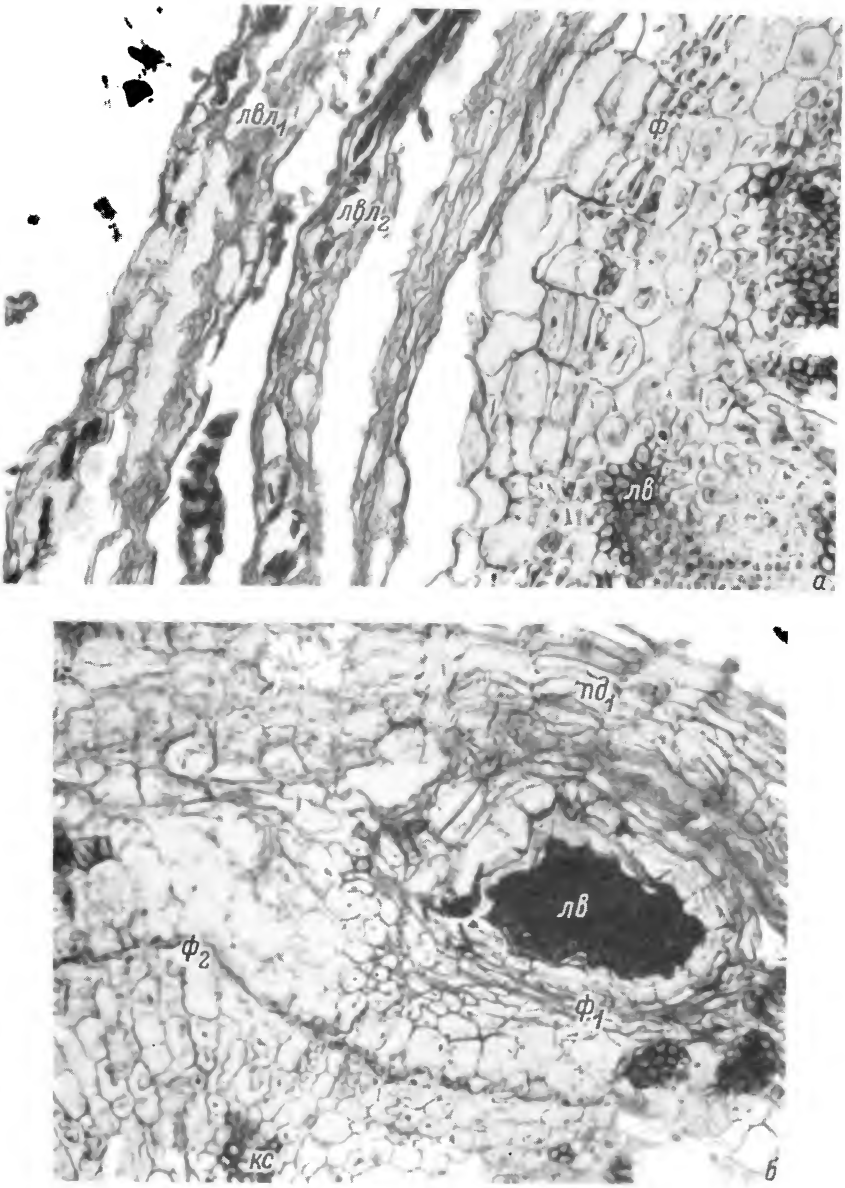
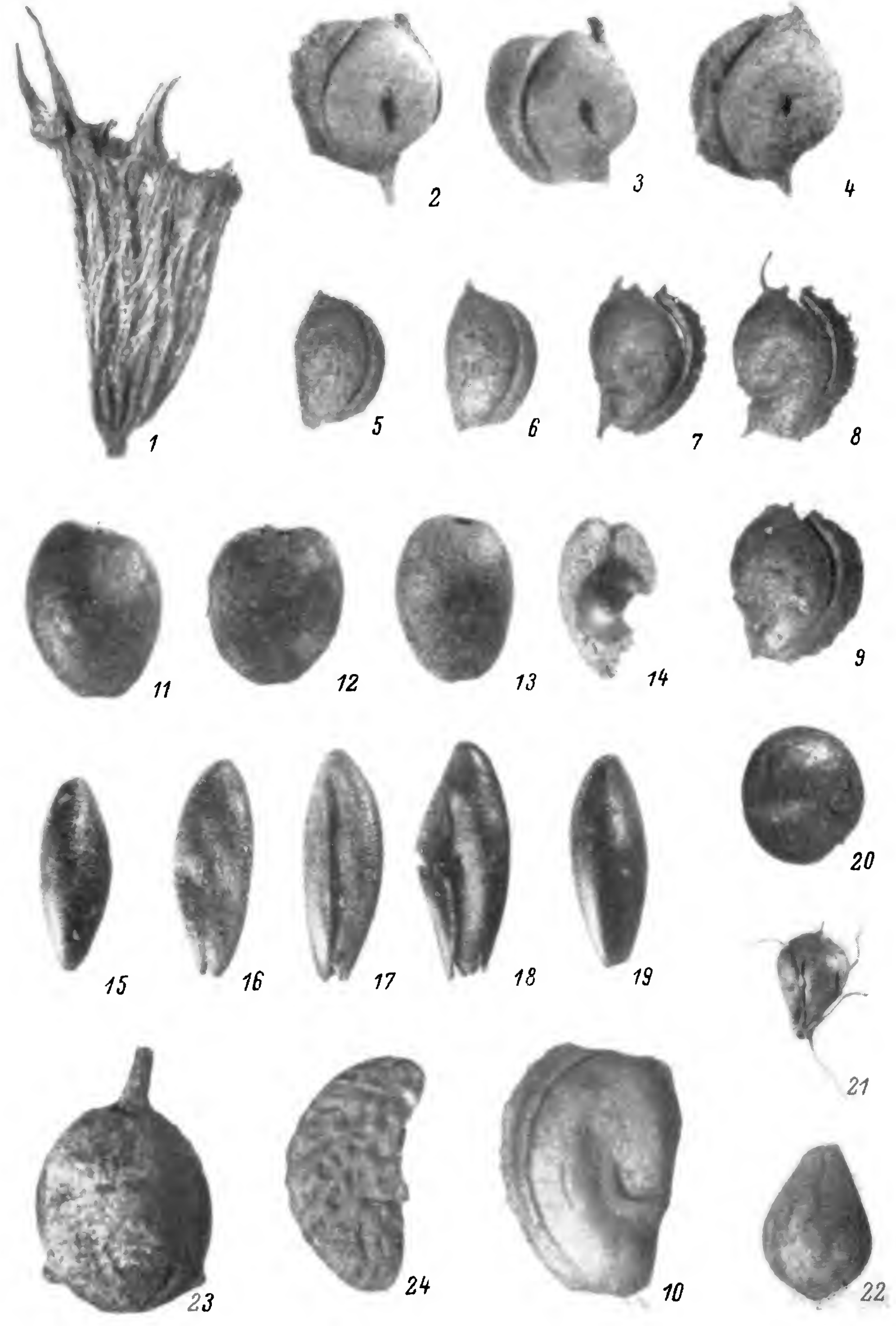


Таблица V

Развитие перидермы у растения 2-го года жизни.

а — середина междоузлия побега; *б* — семядольный узел (заложение 2-го слоя феллогена); *лвл*$_1$ и *лвл*$_2$ — влагалища 1-го и 2-го листьев.

К ст. Т. Д. Калесниковой и В. И. Хомутовой, стр. 1423



Таблица

Макроостатки из среднеплейстоценовых отложений у дер. Булатово.

1 — *Armeria maritima* (Mill.) Willd., чашечка (увел. 14); *2, 3, 4* — ***Potamogeton oxyphyllus*** Miq., эндокарпии (увел. 8); *5, 6* — *P. rutilus* Wolf., эндокарпии (увел. 11); *7, 8, 9* — ***P. obtusifolius*** Mert. et Koch, эндокарпии (увел. 8); *10* — ***P. praelongus*** **Wulf,** эндокарпий (увел. 9); *11—14* — *Aracites johnstrupii* (Hartz) P. Nikit. (*11—13* — семена, *14* — продольный разрез семени); *15—19* — *Najas flexilis* (Willd.) Rostk. et Schmidt, семена (увел. 16); *20* — *Menyanthes trifoliata* L., семя (увел. 10); *21* — ***Heleocharis ovata*** (Roth) Roem. et Schult., орешек (увел. 16); *22* — *Sparganium simplex* Huds., эндокарпий (увел. 8); *23* — ***Ceratophyllum demersum*** **L.,** плод (увел. 10); *24* — ***Rubus idaeus*** L., косточка (увел. 16).

К ст. М. П. Жигар, стр. 1437

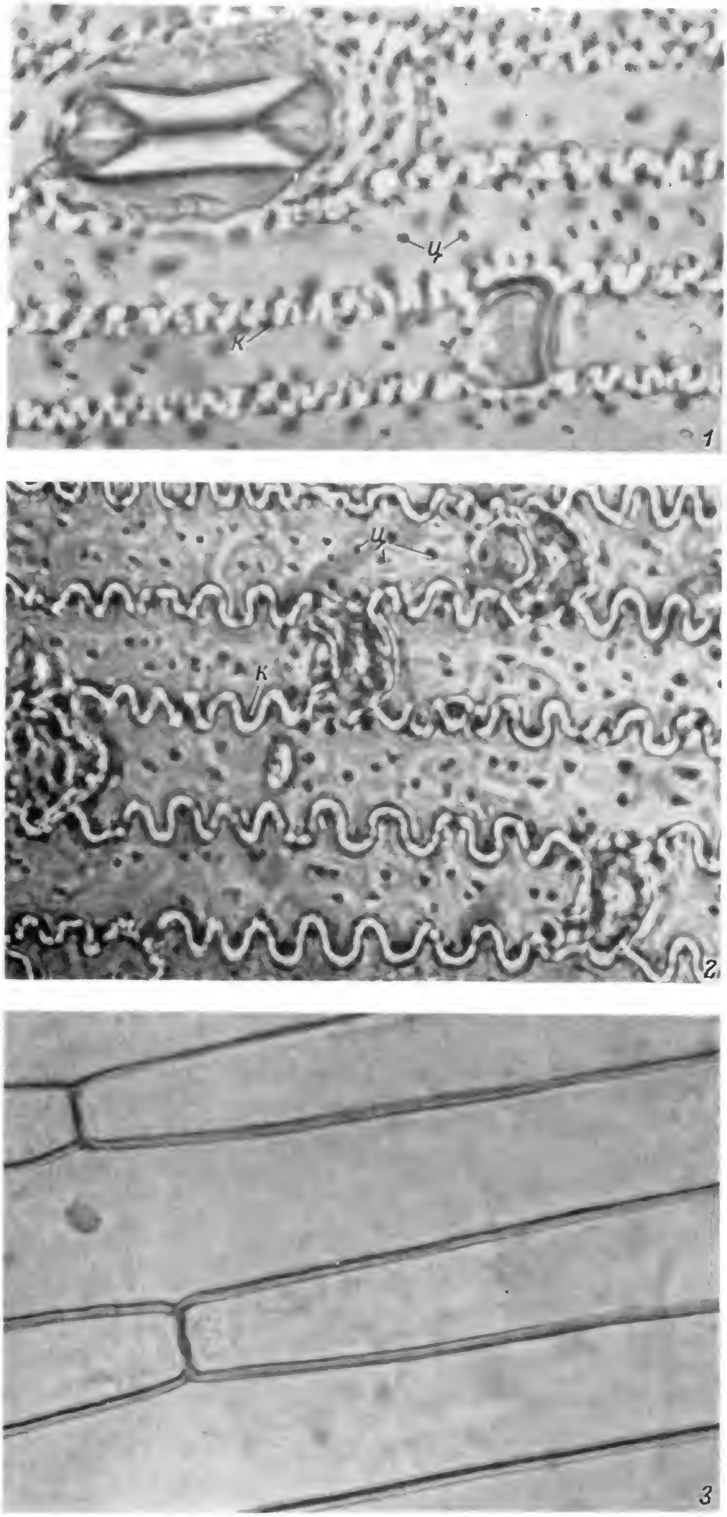


Таблица I

1 — эпидермис абаксиальной стороны в базальной части влагалища верхнего листа *Leymus racemosus* (Lam.) Tzvel.; *2* — эпидермис абаксиальной стороны колосковой чешуи *Avena sativa* L.; *3* — эпидермис абаксиальной стороны влагалища нижнего листа *Poa annua* L.; *ц* — центральные поры; *к* — краевые поры.

К стр. 1437

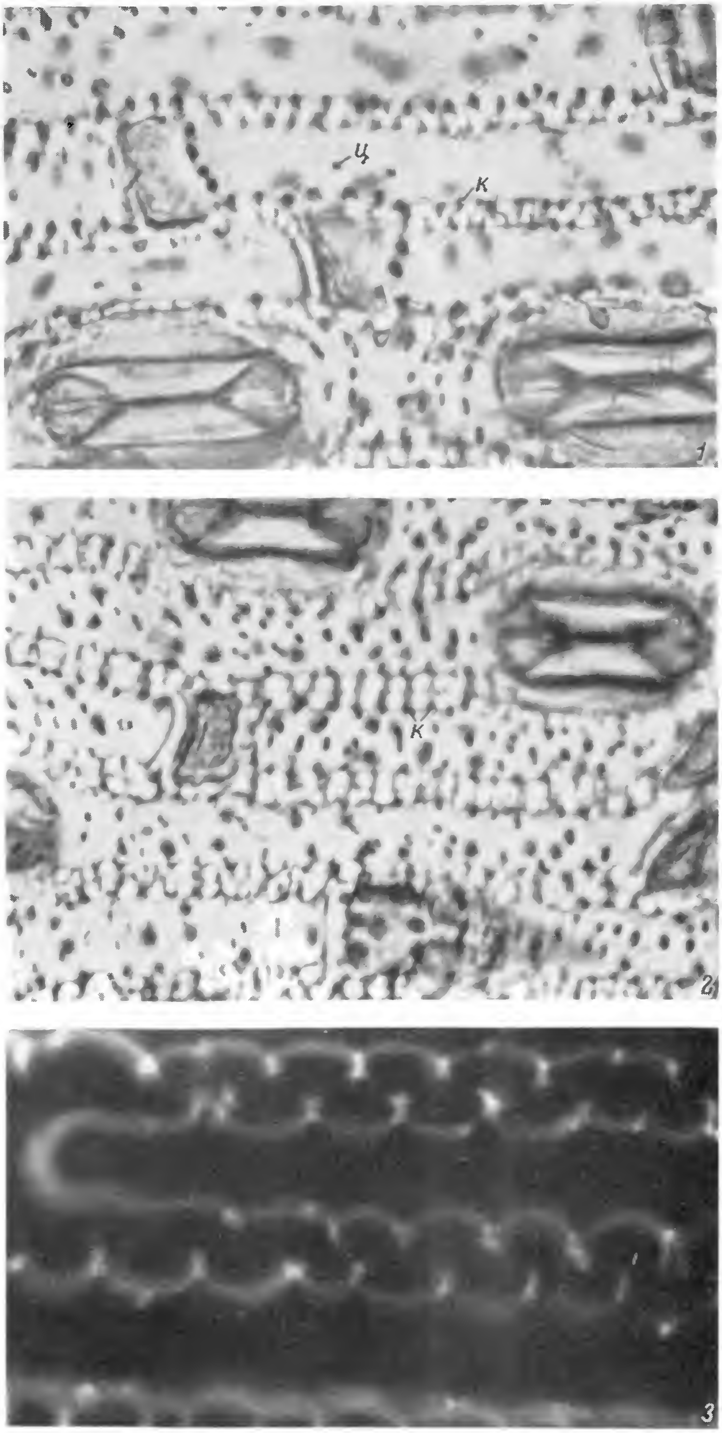


Таблица II

1 — эпидермис абаксиальной стороны в средней части влагалища верхнего листа *Leymus angustus* (Trin.) Pilg.; *2* — эпидермис в верхней части верхнего междоузлия стебля *Achnatherum splendens* (Trin.) Nevski; *3* — флуоресценция эпидермиса абаксиальной стороны влагалища листа *Leymus racemosus* (Lam.) Tzvel. (после обработки сульфатом берберина); *ц* — центральные поры; *к* — краевые поры.

Vol. LVII *№ 11*

November, 1972

BOTANICAL JOURNAL
PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY
OF THE U. S. S. R.

CONTENTS

Page

O. V. **Rebristaya** and **V. M. Shmidt.** The comparison of systematic structure of floras using the method of rank correlation. (3 textfigures). 1353
T. B. **Fursa.** On the evolution of the genus *Citrullus* Schrad. (1 textfigure) 1365
E. S. **Teryokhin** and **O. P. Kamelina.** The endosperm of *Habernaria linearifolia* Maxim. and *Neottia nidus-avis* (L.) Rich. (to the problem of endosperm evolution in *Orchidaceae*). (1 textfigure and 2 plates) 1373
E. P. **Zhogoleva.** The initiation of phellogen and periderm formation in *Onobrychis echidna* Lipsky. (2 textfigures and 5 plates) 1384
N. [illegible]. **Ryteva.** Connection between the duration of buds germination and the structure of shoots in *Festuca pratensis* Huds. (3 textfigures) 1393

NEW TAXA 1401

S. S. **Ikonnikov.** On the name *Ceratoides papposa* Botsch. et Ikonn. (1401).

REPORTS 1402

N. P. Starshova. To the antecology of *Phellodendron amurense* Rupr. in the Middle Volga. I. Ecology of flowering. (3 textfigures). (1402). — **A. M. Askerov** and **A. E. Bobrov.** Ferns of Talysh. (1 textfigure). (1412). — **V. S. Chekanj.** New and rare *Carex* species for the valley of Lower Amur. (1419). — **T. D. Kolesnikova** and **V. I. Khomutova.** The fossil Middle pleistocene flora near the village Bulatovo, Kalinin district. (1 textfigure and 1 plate). (1427). —**L. I. Vorsobina.** Reasons of sterility in *Sternbergia lutea* (L.) Roem. et Schult. (3 plates). (1427). — **M. P. Gigar.** The morphology and distribution of pores in the outer walls of epidermal cells of grasses. (1 textfigure and 2 plates). (1434). — **A. B. Georgievsky.** The structure of the coenopopulation of *Haloxylon ammodendron* (C. A. Mey.) Bunge in south-east Karakums. (5 textfigures). (1444).

SURVEY OF ARTICLES 1455

B. A. Yurtsev. The problems of the origin of dark coniferous taiga as elucidated by new studies in paleobotany. (2 textfigures). (1455).

REVIEWS 1470

O. A. Svyazeva. *S. I. Mashkin.* The dendrology of the Central Black Soil zone. Taxonomy, karyology, geography, genesis, ecology and utilisation of local and introduced trees and bushes. Vol. I. 1971. (1470). — **A. K. Skvortsov.** *E. Mayr.* Principles of systematic zoology. 1969. (1473).

HISTORY OF SCIENCE 1478

M. V. Markov. Nikolay Fyodorovich Levakovsky — the first Russian student in the field of experimental phytocoenology. (28 IV 1833—26 IV 1898). (1478).

ANNIVERSARIES 1481

B. B. Kerbabayev and **E. N. Koshkelova.** Sholom Iosifovich Kogan. (To the 60th birth anniversary). (1 portrait). (1481).

CHRONICLE 1485

V. I. Kashin. Studies of vegetation of the North-East of the European part of the U.S.S.R. (Scientific conference held on 20 IV 1972 in Arkhangelsk). (1485).

IN THE ALL-UNION BOTANICAL SOCIETY 1487

V. B. Kuvaev. Second scientific conference on the problem: «Flora, vegetation and plant resources of Zabaikalie and adjacent regions». (Chita, 7—9 II 1972). (1487).

1 р. 50 к.

Индекс
70056

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

О. В. Ребристая и В. М. Шмидт. Сравнение систематической структуры флор методом ранговой корреляции. (С 3 рис.) 1353

Т. Б. Фурса. К эволюции рода *Citrullus* Schrad. (С 1 рис.) 1365

Э. С. Терехин и О. П. Камелина. Эндосперм *Habenaria linearifolia* Maxim. и *Neottia nidus-avis* (L.) Rich. (К вопросу об эволюции эндосперма у орхидных). (С 1 рис. и 2 табл. рис.) 1373

Е. П. Жоголева. Заложение феллогена и образование перидермы у *Onobrychis echidna* Lipsky. (С 2 рис. и 5 табл. рис.) 1384

Н. Г. Рытова. Связь между продолжительностью прорастания почек и строением побегов у *Festuca pratensis* Huds. (С 3 рис.) 1393

НОВЫЕ ТАКСОНЫ 1401

С. С. Иконников. О названии *Ceratoides papposa* Botsch. et Ikonn. (1401).

СООБЩЕНИЯ 1402

Н. П. Старшова. К антэкологии *Phellodendron amurense* Rupr. в Среднем Поволжье. I. Экология цветения. (С 3 рис.). (1402). — **А. М. Аскеров и А. Е. Бобров.** Папоротники Талыша. (С 1 рис.). (1412). — **В. С. Чекань.** Новые и редкие виды *Carex* L. бассейна Нижнего Амура. (1419). — **Т. Д. Колесникова и В. И. Хомутова.** Ископаемая среднеплейстоценовая флора у деревни Булатово Калининской области. (С 1 рис. и 1 табл. рис.). (1422). — **Л. И. Ворсобина.** О причинах бесплодия *Sternbergia lutea* (L.) Roem. et Schult. (С 3 табл. рис.). (1427). — **М. П. Жигар.** Морфология и распределение пор в наружных стенках клеток эпидермиса злаков. (С 1 рис. и 2 табл. рис.). (1434). — **А. Б. Георгиевский.** Структура ценопопуляции *Haloxylon ammodendron* (C. A. Mey.) Bunge в юго-восточных Каракумах. (С 5 рис.). (1444).

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ 1455

Б. А. Юрцев. Вопросы происхождения темнохвойной тайги в свете новейших палеоботанических исследований. (С 2 рис.) (1455).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 1470

О. А. Связева. ***С. И. Машкин.*** Дендрология Центрального Черноземья. Систематика, кариология, география, генезис, экология и использование местных и интродуцированных деревьев и кустарников. Том I. 1971. (1470). — **А. К. Скворцов.** *Э. Майр.* Принципы зоологической систематики. 1971. (1473).

ИСТОРИЯ НАУКИ 1478

М. В. Марков. Николай Федорович Леваковский — первый русский исследователь в области экспериментальной фитоценологии. (28 IV 1833—26 IV 1898). (1478).

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ 1481

Б. Б. Кербабаев и Е. Н. Кошкелова. Шолом Иосифович Коган. (К 60-летию со дня рождения). (С 1 портретом). (1481).

ХРОНИКА 1485

В. И. Кашин. Изучение растительности Северо-Востока Европейской части СССР. (Научная сессия 20 IV 1972, Архангельск). (1485).

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ 1487

В. Б. Куваев. Вторая научная конференция по проблеме «Флора, растительность и растительные ресурсы Забайкалья и сопредельных областей». (Чита, 7—9 II 1972). (1487).

25 ДЕК 72